ARC
0884

HARVARD UNIVERSITY

VE RI TAS

LIBRARY

OF THE

Museum of Comparative Zoology

ARCHIVES

DE

BIOLOGIE.

LIBRARY
MUS. COMP. ZOOLOGY,
CAMBRIDGE, MASS.

ARCHIVES

DE

BIOLOGIE

PUBLIÉES PAR

Édouard VAN BENEDEN,

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LIÉGE,

et

Charles VAN BAMBEKE,

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE GAND.

TOME II.

GAND & LEIPZIG,

Librairie CLEMM,

H. ENGELCKE, Succr.

PARIS,

G MASSON, éditeur,

120, Boulevard St-Germain.

1881

S-A

TABLE DES MATIÈRES DU TOME II.

Fascicule Ier.

Recherches sur l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes (deuxième partie), par Julien Fraipont (Pl. I et II) 1

Über eine lebendiggebärende Synaptide und zwei andere Holothurienarten der Brasilianischen Küste; von Dr Hubert Ludwig (Pl. III). 41

Recherches sur l'organisation des Ascidies simples.— Sur l'hypophyse et quelques organes qui s'y rattachent; par Charles Julin (Pl. IV à VII). 59

Contribution à l'étude de la structure de l'ovaire des mammifères; par Jules Mac Leod (Pl. VIII et IX) 127

Sur l'appareil excréteur des Turbellariés Rhabdocœles et Dendrocœles; par P. Francotte (Pl. X). 145

Fascicule II.

Recherches sur la fistule péricardique chez le Lapin, par Paul Heger et Émile Speil (Pl. XI) 154

Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Ténias, par Édouard Van Beneden (Pl. XII et XIII) 185

Recherches sur l'organisation des Ascidies simples.— Sur l'hypophyse et quelques organes qui s'y rattachent. (Deuxième partie), par Charles Julin (Pl. XIV). 211

Recherches sur le développement du Sterlet (*Accipenser ruthenus*), par W. Salensky (Pl. XV-XVIII) 233

Fascicule III.

Sur la terminaison des nerfs dans les muscles volontaires de la Sangsue (avec 1 figure), par Armauer Hansen 342

Recherches sur quelques Infusoires nouveaux, parasites des Céphalopodes, par Alexandre Foettinger (Pl. XIX, XX, XXI, XXII). 345

Recherches sur les substances albuminoïdes du sérum sanguin. (Deuxième partie): Le pouvoir rotatoire de l'albumine de Chien, par Léon Fredericq 379

Le canal Naso-palatin chez l'homme, par H. Leboucq (Pl. XXIII) . . 386

Note sur les perles épithéliales de la voûte palatine, par le même (Pl. XXIII) 399

Recherches sur le développement du *Petromyzon Planeri*, par P.-J. Nuel (Pl. XXIV, XXV). 403

Fascicule IV.

Sur la structure des Pédicellaires gemmiformes de *Sphaerechinus granularis* et d'autres Échinides; par Alex. Foettinger (Pl. XXVI, XXVII et XXVIII) 455

Recherches sur la structure et le développement de l'appareil reproducteur femelle des Téléostéens; par Jules Mac Leod (Pl. XXIX et XXX). 497

Sur les relations des Platyelmes avec les Cœlentérés d'un côté et les Hirudinées de l'autre; par le Dr Arnold Lang (8 figures) . . . 533

Untersuchungen über die entwickelung der Cephalopoden; von Dr M. Ussow (Pl. XXXI et XXXII). 553

Sur l'appareil excréteur des Turbellariés Rhabdocœles et Dendrocœles; par P. Francotte (Pl. XXXIII) 636

RECHERCHES

SUR

L'APPAREIL EXCRÉTEUR

DES

TRÉMATODES ET DES CESTODES.

DEUXIÈME PARTIE.

Par Julien FRAIPONT.

(Planches I et II).

LABORATOIRE DE ZOOLOGIE ET D'ANATOMIE COMPARÉE DE L'UNIVERSITÉ DE LIÉGE.

INTRODUCTION.

Dans un précédent mémoire (1), j'ai fait l'étude de l'appareil excréteur du *Distomum squamula*, du *Diplostomum volvens* et du *Caryophylleus mutabilis*. Des observations chez d'autres Trématodes et chez différents types de Cestodes étaient nécessaires pour vérifier les généralisations que j'avais établies à la suite de mes premières études. Pendant un séjour de trois mois à l'institut zoologique de Kiel (juillet-août-septembre 1880), et pendant les mois d'octobre, novembre et décembre de la même année, au laboratoire de zoologie à l'université de Liége, j'ai poursuivi cette étude et j'ai cherché à en combler les lacunes. Le résumé de ces nouvelles recherches a été communiqué à l'Académie royale de Belgique en août et novembre 1880.

Je remercie mon affectionné maître, M. le professeur Édouard Van Beneden, qui a bien voulu continuer à me diriger

---

(1) *Arch. de Biologie*, vol. I, fasc. 3, août 1880.

dans ces nouvelles recherches. Il m'a prodigué ses conseils et ses avis éclairés. C'est en grande partie à lui que je dois les vues synthétiques et générales auxquelles je suis arrivé sur l'appareil excréteur des vers.

Qu'il me soit permis aussi d'adresser mes remercîments à M. le professeur C. Möbius, directeur de l'institut zoologique de Kiel, pour l'hospitalité cordiale qu'il m'a donnée dans ses laboratoires et pour les facilités de travail que j'y ai trouvées.

PARTIE DESCRIPTIVE.

DISTOMUM DIVERGENS (Rud).

(*Diesing*. Syst. Helm., I, p. 344.)

Ce petit distome vit dans l'intestin de *Zoarces viviparus* que l'on pêche communément dans la baie de Kiel. Son appareil excréteur est fort intéressant (pl. I, fig. 3). Il y a lieu d'y distinguer une vésicule terminale volumineuse située sur la ligne médiane du côté dorsal et s'étendant depuis l'extrémité postérieure du corps jusqu'à une petite distance en arrière de la ventouse ventrale. A la coupe optique, elle a la forme d'un triangle à sommet tronqué et à base antérieure. Le sommet se prolonge souvent en deux petites cornes latérales et irrégulières, séparées par un petit canal qui met l'organe en communication avec l'extérieur, à l'extrémité postérieure du corps. Les parois de la vésicule sont très minces; le contenu est un liquide clair, tenant en suspension de petits corpuscules calcaires très réfringents unis à une base organique. Des angles de la base de la vésicule partent deux gros canaux plus ou moins sinueux, qui se dirigent de dedans en dehors et d'arrière en avant; ils gagnent l'extrémité antérieure du corps en suivant ses bords latéraux jusqu'au niveau du bulbe pharyngien; là ils se terminent en cul-de-sac. Ces deux troncs sont plus rapprochés de la face dorsale que de la face ventrale du ver. Leur mode d'insertion sur la vésicule est particulier. Ils ne débouchent pas directement

dans celle-ci, mais ils y pénètrent jusqu'à une certaine profondeur en conservant leur diamètre extérieur. Le bord libre de leur orifice et leur paroi interne sont complètement couverts de cils vibratiles. Cette couche ciliaire s'étend dans le canal jusqu'à une certaine distance en dehors de la vésicule (pl. I, fig. 5 et 6). Le mouvement des cils est dirigé de dehors en dedans par rapport à la vessie de façon à faire progresser vers l'intérieur de celle-ci les corpuscules contenus dans le canal. On peut voir progresser ces corpuscules. Ceux qui se trouvent déjà dans la vésicule sont aussi mis en mouvement au voisinage des orifices des deux canaux. Ils sont chassés du fond de l'organe vers son sommet; de là ils passent à l'extérieur par suite des contractions du corps, car la vésicule n'a pas de paroi propre contractile. A une petite distance du point d'insertion des deux gros troncs longitudinaux latéraux sur la vésicule, naissent de chacun de ceux-ci deux canaux secondaires. L'un se dirige d'avant en arrière et fournit à l'une des moitiés postérieures du corps; l'autre chemine d'arrière en avant et donne à la moitié antérieure. Les deux canaux secondaires antérieurs suivent à peu près la même direction que les canaux latéraux principaux; ils sont situés du côté de la face ventrale; ils passent cependant à la face dorsale dans le voisinage de l'extrémité aveugle des troncs principaux. Des deux canaux secondaires antérieurs naissent quatre canalicules tertiaires qui se terminent chacun en quatre points presque symétriques deux à deux *par une paire d'entonnoirs ciliés* (pl. I, fig. 4). Les deux canaux postérieurs secondaires fournissent trois canalicules tertiaires qui, eux aussi, débouchent individuellement dans une paire d'entonnoirs ciliés, en trois points presque symétriques deux à deux. En totalité, il n'y a que sept paires d'entonnoirs pour chaque moitié du corps, en tout quatorze paires. La constitution des entonnoirs est la même que celle de ces organes chez le *D. squamula*. La paroi latérale est creusée d'une petite fenêtre ovalaire qui met l'intérieur de l'entonnoir en communication avec les lacunes interorganiques. La cellule qui constitue le couvercle ou chapeau a la même apparence et la même forme que chez le *D. squamula*. L'enton-

noir est entouré plus ou moins complètement par de petites lacunes d'où partent des canalicules. Rarement ils affectent vis-à-vis de l'entonnoir une forme d'étoile ayant l'entonnoir pour centre, comme nous l'avons vu chez le *D. squamula.* Cependant j'ai observé plusieurs fois ces figures. Les lacunes et les canalicules sont remplis par un liquide transparent tenant en suspension de petits corpuscules. Au voisinage d'un entonnoir on trouve quelquefois une ou deux lacunes plus importantes que les autres; un des entonnoirs ou bien même tous deux sont complètement immergés dans une même lacune.

L'appareil urinaire du *D. divergens* se caractérise donc par sa grande simplicité, par le nombre restreint de ses entonnoirs ciliés et enfin par les prolongements tubulaires et ciliés des deux troncs latéraux à l'intérieur de la vésicule terminale.

Chez le *Distomum soleaeforme* de l'intestin de *Trigla gurnardus* les entonnoirs se trouvent aussi réunis par paires. J'ai encore observé l'existence des entonnoirs ciliés chez le *Distomum appendiculatum* (intestin de *Trigla gurnardus*, *Gasterosteus aculeatus*, etc.) et chez quelques autres Trématodes marins endoparasites. J'ai enfin constaté leur présence chez plusieurs Cercaires qui vivent dans *Limneus stagnalis.* Bütschli (1), le premier, trouva ces entonnoirs ciliés chez la *Cercaria armata.*

SCOLEX TRYGONIS PASTINACÆ (Wagener).

Nov. Act. Nat. Cur., XXIV, supp., p. 49.)

On rencontre ce scolex à tous les états de développement et en grande abondance dans l'intestin de *Trigla gurnardus* et de *Trigla hirundo.* Prenons, pour la description de l'appareil excréteur, un individu de grande taille (pl. I, fig. 1).

A l'extrémité postérieure du corps se trouve une vésicule tubulaire, à contours sinueux et pulsant d'une façon rhythmique.

---

(1) Bütschli, *Zool. Anzeiger. Carus*, nº 42, 1879.

Elle s'élargit en avant et se prolonge en deux gros troncs latéraux qui cheminent dans toute la longueur du corps; arrivés dans la tête, ils se recourbent en anse, diminuent de diamètre et regagnent l'extrémité postérieure, où ils se résolvent en un réseau vasculaire à mailles polygonales entourant la vésicule pulsatile. Nous appellerons canaux ascendants les deux troncs qui prennent leur origine dans le réseau et canaux descendants les deux vaisseaux qui s'ouvrent dans la vésicule. Il n'existe pas d'anastomoses transversales entre les quatre canaux. Les deux canaux ascendants sont souvent remplis de corpuscules; leur paroi n'est pas contractile. Les canaux descendants sont plus ou moins sinueux. Chacun d'eux peut se dédoubler sur un certain trajet, pour redevenir simple ensuite et ainsi donner naissance à des espèces de boutonnières. Ils sont contractiles. *Ils fournissent de distance en distance une branche latérale et externe qui traverse la cuticule et met le canal en communication avec l'extérieur* (pl. I, fig. 1,*o* et fig. 2,*o*). Toutefois, je n'ai jamais observé ces points de communication dans le tiers postérieur du corps, c'est-à-dire dans le voisinage de la vésicule pulsatile. G. Wagener (1) a, le premier, renseigné l'existence d'orifices semblables chez *Tænia osculata*, chez *Dibothrium claviceps* et chez *Triænophorus*. Leuckart (2) et Kölliker (3) ont observé ce fait à la base des bothridies de certains Tæniadés. Steudinger (4), il est vrai, a nié les faits chez les Tænia. Enfin, Hoek (5) les a décrits dans la tête du scolex du Tétrarhynque de *Gadus morrhua*. J'ai pu étudier avec l'objectif M à immersion de Plössl (correspondant à peu près au 15 immersion de Hartnack) la constitution et le fonctionnement de ces diverticules des canaux descendants, que nous appellerons *canaux de*

---

(1) G. Wagener, *Entwicklung der Cestoden*, p. 16. Breslau, 1854.

(2) Leuckart, *Die Menschlichen Parasiten*, I., p. 173.

(3) Kölliker, *Zeitsch. für wiss. Zool.*, IX, S., 139.

(4) Steudinger, *Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden.* Abhandl. d. nat. Gesellsch. zu Halle, Bd. XIII. 1877.

(5) Hoek, *Niederländisches Archiv. für Zool.*, Band. V, 1879.

décharge. Un canal de décharge ne suit presque jamais une direction rectiligne. Le plus souvent il forme une courbe à convexité antérieure ou postérieure, quelquefois plusieurs sinuosités; arrivé dans la couche corticale, il prend une forme conique, quelquefois il se bifurque en deux branches. Au niveau de la couche granuleuse sous-cuticulaire, le canal se résout en un tube étroit, à direction rectiligne, qui va s'ouvrir à la surface de la cuticule par un petit orifice circulaire. Quelquefois la cuticule est invaginée à ce niveau. La paroi du canal de décharge est contractile et extensible. Quand elle est distendue par l'accumulation de liquide, elle est si mince qu'on ne lui distingue pas de double contour à la coupe optique; mais à l'état de contraction, elle apparaît sous forme d'une membrane transparente à double contour, délimitant une lumière bien nette. Les contractions du canal de décharge ne correspondent pas avec celles de la vésicule terminale. L'onde de contraction s'étend de dedans en dehors dans toute la longueur du vaisseau; elle a pour résultat l'expulsion du liquide contenu dans la lumière. Ce contenu ne se mélange pas avec le liquide dans lequel est plongé le ver (eau salée à 1 °/₀); expulsé, il se prend en une gouttelette sphérique qui reste accolée à la surface de la cuticule, au niveau de l'orifice. Ce phénomène n'est pas à confondre avec le boursouflement du corps à la surface. Il se forme, en effet, par suite d'une compression trop forte du couvre-objet ou d'un séjour trop long sous le microscope, une altération des couches sous-jacentes à la cuticule. Il apparaît alors dans ces couches des vacuoles de toutes tailles qui soulèvent la cuticule par leur accumulation en un grand nombre de points. Cette cuticule elle-même ne tarde pas à s'altérer profondément; elle donne alors passage à ces vacuoles qui s'accumulent en grande quantité sur toute la surface du corps. A première vue, on pourrait confondre ces deux phénomènes. Mais dans le cas qui nous occupe, la sortie des produits d'excrétion par des orifices latéraux n'est pas le résultat d'une compression mécanique, car j'ai pu observer le fait à l'aide de plus faibles grossissements, chez des individus qui n'étaient nullement comprimés et qui pouvaient se mouvoir librement

sur le porte-objet. Ce n'est pas davantage le résultat d'un phénomène pathologique à la suite de l'immersion du ver dans un liquide défectueux, car j'ai pu conserver des scolex en vie pendant plus de vingt-quatre heures dans cette eau salée à 1 °/₀. D'ailleurs, les contractions rhythmiques des vaisseaux latéraux, la direction de ces contractions, l'extrémité externe tubulaire des canaux au niveau de la couche granuleuse sous-cuticulaire, leur prolongement sans changement ni de diamètre ni d'aspect à travers la cuticule pour déboucher à l'extérieur, prouvent à l'évidence que les orifices sont préformés et que l'expulsion de liquide par ces orifices est normale. Par opposition au *foramen caudale*, nous appellerons ces orifices : *foramina secundaria.* Dans la partie générale, je reviendrai sur ces faits.

Dans le voisinage et sur le trajet des quatre canaux ascendants et descendants, on peut voir, à l'aide de forts grossissements, des groupes de dix à trente entonnoirs ciliés disposés souvent dans la même direction, mais placés à différents niveaux. Ils se prolongent individuellement dans de fins canalicules, qui se jettent les uns dans les autres et qui paraissent déboucher indifféremment par un ou deux petits troncs, soit dans un des vaisseaux descendants, soit dans un des canaux ascendants. De gros corpuscules calcaires sont logés dans l'épaisseur des tissus à différentes profondeurs. Claparède (1) avait reconnu que chez les *Diplostomum volvens* et *Diplostomum rachieum*, ces corpuscules sont situés dans des dilatations terminales des canalicules de l'appareil excréteur, qu'il considéra comme points d'origine du système. Mes observations chez le *D. volvens* ont confirmé complètement celles de Claparède; mais j'ai prouvé, d'autre part, que ce n'étaient pas là les points d'origine de l'appareil (2). Leuckart (3) et Pagenstecher (4) ont confirmé chez un *Echinobothrium* de la raie cette manière de voir de Claparède.

---

(1) Claparède, *Zeitsch. für wiss. Zool.*, Bd. IX, 1856.

(2) Fraipont, *Archives de Biologie*, t. I, fasc. 3, 1880, p. 431.

(3) Leuckart, *Parasiten*, t. I, p. 175.

(4) Pagenstecher, voir Leuckart, *Parasiten*, t. I, p. 175.

Mais ici ces corpuscules calcaires ne sont pas à l'intérieur des vaisseaux de l'appareil urinaire. Ils se trouvent, au contraire, dans les lacunes ou dans les canalicules plasmatiques intercellulaires.

Si nous comparons l'appareil excréteur de notre scolex avec celui du *Caryophylleus mutabilis* (1), nous pouvons faire les rapprochements suivants : les deux canaux ascendants correspondraient aux quatre vaisseaux de même nom du *Caryophylleus*, les deux descendants aux dix descendants du *Caryophylleus*, le réseau postérieur au réseau superficiel du *Caryophylleus*, enfin, es canalicules à entonnoirs ciliés aux mêmes parties du *Caryophylleus*.

BOTHRIOCEPHALUS PUNCTATUS (Rud.).

Diesing. Syst. Helm. I, p. 607. — P.-J. Van Beneden, *Cestodes*, pp. 161 et suivantes.

Le *Bothriocephalus punctatus* se rencontre en quantité colossale dans l'intestin et dans les appendices pyloriques de *Rhombus maximus*. J'ai conservé pendant neuf jours de ces vers dans de l'eau salée à 1 %. C'est le plus beau type que nous connaissions pour l'étude de l'appareil excréteur des Cestodes. Celui-ci est admirable de clarté, malgré sa complication. Comme chez le *C. mutabilis*, on peut distinguer un système de fins canalicules à entonnoirs ciliés, un réseau superficiel et un système de gros troncs longitudinaux (*canaux descendants*). Décrivons d'abord l'appareil dans un des segments médians du corps (pl. II, fig. 7).

Les fins canalicules à entonnoirs ciliés. — On trouve les entonnoirs tantôt au-dessous du réseau superficiel, tantôt au-dessus, ou bien encore entre les mailles. Ces entonnoirs ont la même structure que ceux du *C. mutabilis*. Ils sont entourés par de petites lacunes et canalicules interorganiques, qui affectent rarement, à ce niveau, une disposition étoilée comme chez le *Dis-*

---

(1) Fraipont, *Arch. de Biol.*, t. I, fasc. 3, 1880, pp 437 et suiv.

tomum squamula. J'ai observé quelquefois une de ces lacunes intéressant toute la hauteur de l'une des faces latérales de l'entonnoir; d'autres fois il y en a deux ou trois autour de cet organe. Le couvercle ou chapeau de l'entonnoir est formé par une cellule globuleuse différienciée, comme chez le *Caryophylleus.* De ces entonnoirs partent des canalicules disposés et réunis par groupes, qui s'ouvrent dans les canaux du réseau superficiel, de distance en distance, par de petits troncs. Leur répartition semble plus uniforme que chez le *C. mutabilis.*

Le réseau superficiel. — Il se trouve dans la couche corticale du corps. Il forme un système de canaux anastomosés entre eux de façon à former des mailles polygonales irrégulières et de dimensions variables. Les angles des polygones, formés ordinairement par la réunion de trois vaisseaux, se présentent à la coupe optique sous forme de petits espaces triangulaires, dans lesquels sont accumulés des corpuscules de taille variable. On rencontre aussi ces éléments sur le trajet des canaux. Ce réseau s'étend sur les deux faces du ver et sur ses bords, c'est-à-dire qu'il est continu. Il se prolonge aussi, sans interruption, d'un proglottis dans l'autre. Sur chaque face il débouche, en certains points, par de petites branches dans deux canaux latéraux (l'un est à droite, l'autre à gauche de la ligne médiane). Ceux-ci s'étendent dans toute la longueur du segment et passent d'un proglottis à l'autre. Ils sont plus ou moins sinueux et ils possèdent un diamètre plus volumineux que les branches du réseau. A leur tour, chacun de ces canaux se met en communication, de distance en distance, avec les gros canaux descendants par de petites branches latérales. Je crois pouvoir identifier ces vaisseaux aux quatre canaux ascendants du *Caryophylleus.*

Les canaux descendants. — Ils sont au nombre de douze, six pour chaque face. Ils semblent situés à la surface de la couche médullaire. Ils passent sans interruption d'un proglottis dans l'autre. Examinons-les sur l'une des faces. Deux sont médians et présentent le plus fort diamètre. Ils communiquent l'un avec l'autre par deux à cinq branches anastomotiques transversales ou obliques, simples ou bifurquées. Ils ne suivent pas une direc-

tion rectiligne, mais ondulée. En dehors de ces deux canaux médians, il existe de chaque côté deux autres troncs longitudinaux de diamètre moins considérable. C'est sur le trajet de ceux-ci que débouchent les branches latérales des *canaux ascendants.* Les deux troncs de droite et les deux troncs de gauche communiquent respectivement entre eux par un grand nombre de branches transversales ou obliques. Comme ces vaisseaux sont souvent très sinueux et qu'ils peuvent quelquefois, aussi bien que leurs branches anastomotiques, se dédoubler, l'ensemble de cette partie du système prend alors l'aspect d'un véritable réticulum. De ces quatre canaux, les deux externes fournissent des *branches latérales qui traversent la couche corticale du corps, la couche musculaire, la cuticule et qui mettent ainsi le système des canaux descendants en communication avec l'extérieur par un grand nombre de « foramina secundaria.* » Dans chaque segment, on trouve plusieurs pores latéraux placés à différentes hauteurs, mais *il y a certainement une tendance à la symétrie dans la répartition des orifices, en ce sens qu'il s'en trouve toujours de deux à quatre vers la base de chaque segment, à droite et à gauche de la ligne médiane.* Il est possible qu'il existe de ces orifices non-seulement suivant les bords, mais aussi suivant les faces du ver; mais je ne suis jamais parvenu à en observer. Tout le système des canaux descendants, leurs branches anastomotiques et leurs branches transversales externes sont contractiles. J'ai étudié avec le plus grand soin ces branches transversales et leur fonctionnement. Tout se passe comme chez le *Scolex Trygonis pastinacæ* et encore ici j'ai pu observer directement l'expulsion du contenu de ces canaux par les « *foramina secundaria.* »

Dans la tête, le système des fins canalicules à entonnoirs ciliés et le réseau superficiel se comportent comme dans les proglottis médians. Je n'ai cependant pas pu poursuivre à ce niveau les quatre canaux ascendants. Quant aux douze canaux descendants, ils s'anastomosent entre eux, se contournent dans tous les sens, ils forment des anses comme chez le *C. mutabilis.*

Chez un sujet qui a déjà perdu des proglottis, les gros canaux

longitudinaux sont rompus au niveau du bord libre postérieur du dernier segment. Les uns communiquent directement avec l'extérieur, les autres se sont refermés et se terminent en cul-de-sac. Les autres parties de l'appareil n'offrent rien de remarquable.

Chez un individu qui n'a pas encore perdu de proglottis, l'appareil excréteur présente, au sujet de la répartition des gros canaux longitudinaux (canaux descendants) des modifications importantes dans les deux derniers segments, quelquefois dans les quatre ou cinq derniers. Tandis que le système des fins canalicules à entonnoirs et le réseau superficiel semblent affecter les mêmes rapports que précédemment, tous les canaux descendants se résolvent en un reticulum à mailles irrégulières (pl. II, fig. 8). Les deux canaux descendants externes peuvent seuls être poursuivis; dans toute la longueur du dernier segment, ils envoient un nombre plus ou moins considérable de branches latérales qui vont déboucher à l'extérieur. A l'extrémité postérieure où ces deux canaux se confondent, il existe une branche latérale communiquant avec l'extérieur, d'un calibre un peu plus fort que la majorité des autres. Cette branche est, peut-être, un rudiment de vésicule pulsatile terminale. En effet, je n'ai jamais trouvé celle-ci représentée par autre chose.

En résumé, l'appareil excréteur du *B. punctatus* se constitue :

1° D'un système de fins canalicules à entonnoirs ciliés;

2° D'un réseau superficiel en communication d'une part avec le système de fins canalicules, d'autre part avec quatre canaux ascendants;

3° De douze canaux descendants qui s'anastomosent en anses dans la tête, qui s'étendent dans toute la longueur du corps plus ou moins parallèlement entre eux et qui se résolvent en un reticulum dans les derniers proglottis. Ils communiquent entre eux par des branches transversales, avec les canaux ascendants par des branches latérales, avec l'extérieur par des *foramina secundaria* se répétant presque symétriquement dans chaque segment;

4° Il n'y a pas de vésicule pulsatile terminale.

Bothriocephalus infundibuliformis (Rud.). — Il vit dans l'intestin et les appendices pyloriques de *Trutta trutta*. La vésicule terminale est petite. Le système des *canaux descendants* est fort compliqué; ils fournissent des branches latérales de volume très variable : les unes volumineuses, les autres excessivement grêles. Ces branches forment un réseau à mailles très inégales. Des canaux très fins peuvent partir directement des gros troncs. Dans la tête, les canaux descendants forment un reticulum très compliqué. Certaines ramifications très fines se terminent par des entonnoirs ciliés identiques à ceux du *B. punctatus*.

J'ai encore observé les entonnoirs ciliés chez le *Bothriocephalus rugosus* (Rud.) qui vit dans l'intestin de *Motella cimbria*.

Tricuspidaria nodulosa (Rud.). — Sur un exemplaire recueilli dans l'intestin d'un Brochet, j'ai pu constater une complication des canaux descendants plus grande que chez le *C. mutabilis*. Je crois avoir retrouvé aussi chez ce Cestode les quatre canaux ascendants qui dépendent du reticulum. Celui-ci ressemble à son correspondant chez le *Caryophylleus*. Des canaux du réseau partent de petites branches qui se terminent par des entonnoirs ciliés. C'est le système des fins canalicules à entonnoirs.

TÆNIA ECHINOCOCCUS (Dies.)

Pendant mon séjour à Kiel, j'ai pu observer de jeunes *Tænia echinococcus* en vie, grâce à l'obligeance du docteur Heller, professeur et directeur de l'institut pathologique de cette ville. Chez des individus recueillis dans l'intestin d'un chien infesté depuis quatorze jours, on peut distinguer quatre gros canaux longitudinaux, deux à droite et deux à gauche de la ligne médiane; ils cheminent parallèlement les uns aux autres et semblent indépendants dans toute la longueur du corps. Dans la tête, ils paraissent déjà réunis tous les quatre en un anneau transversal. A l'extrémité postérieure du corps, leur réunion affecte la forme d'une petite ampoule. Déjà il existe un grand nombre d'entonnoirs ciliés, se prolongeant dans de petits canalicules. C'est surtout à l'extrémité postérieure qu'ils sont en plus grand nombre.

Je n'ai pu voir leurs rapports avec les gros canaux. Un réseau superficiel paraît faire défaut.

Chez des sujets âgés de trois semaines, le nombre des gros canaux longitudinaux est encore de quatre. Deux sont plus volumineux; dans leur trajet, ils se subdivisent sur une étendue plus ou moins considérable, pour redevenir ensuite simples et former ainsi des boutonnières. Les deux autres canaux sont plus grêles et suivent un trajet plus sinueux. Ils sont internes par rapport aux premiers. Ils communiquent entre eux par des branches transversales traversant toute l'épaisseur du corps, et avec les deux troncs externes respectivement par une ou deux anastomoses très courtes. Un peu au-dessous des ventouses, les quatre canaux longitudinaux se réunissent deux à deux; ils forment alors un tronc unique à droite et à gauche de la ligne médiane, pour aller donner naissance à un anneau vasculaire transversal au-dessus des bothridies. A l'extrémité postérieure du corps, les quatre canaux longitudinaux semblent aussi se réunir deux à deux et s'ouvrir dans une vésicule globuleuse à paroi épaisse et contractile. Il existe un système assez compliqué de fins canalicules qui prennent leur origine dans de petits entonnoirs ciliés. Quant aux rapports de ce système avec les gros canaux, ils m'ont encore échappé. Un réseau superficiel paraît manquer. Il ne m'a pas été donné de pouvoir faire l'étude de l'appareil excréteur du *T. echinococcus* adulte.

SCOLEX DU TETRARHYNCHUS TENUIS (Van Ben.).

Ce scolex vit enkysté dans le péritoine de la vive (*Trachinus draco*). On le trouve à tous les états de développement. Mon ami, M. P. Francotte, professeur à l'Athénée de Namur, avait étudié cet été, à Ostende, l'appareil excréteur du scolex; il a observé les entonnoirs ciliés terminaux et il a bien voulu me communiquer ses observations. J'ai repris moi-même complètement cette étude.

L'appareil est difficile à déchiffrer dans son ensemble, chez un individu complètement développé, à cause de la présence des

quatre trompes, de leurs gaînes et des annexes. Il y a encore lieu de distinguer ici : 1° un système de fins canalicules à entonnoirs ciliés; 2° un réseau superficiel; 3° des gros troncs longitudinaux (pl. II, fig. 9 et 10).

Les fins canalicules à entonnoirs ciliés. — Ils semblent disposés irrégulièrement dans la tête et à l'extrémité postérieure du corps, tandis que, au niveau des gaînes et des quatre vésicules qui leur font suite, ils présentent au contraire une répartition caractéristique. Pour la facilité de la description, admettons une face supérieure et une face inférieure par rapport à l'observateur et décrivons le système sur l'une de ces faces au niveau des quatre vésicules. Il existe une dizaine de fins canalicules à droite et à gauche de la ligne médiane, se terminant chacun non loin de celle-ci par un entonnoir cilié. Tous ces entonnoirs ont leur sommet dirigés vers les côtés latéraux du corps, leur base vers la ligne médiane. Ils sont relativement volumineux. La cellule qui recouvre la base est globuleuse comme chez le *D. squamula* et le *B. punctatus*; elle porte à sa face interne une flamme vibratile assez longue. La paroi latérale est pourvue d'un orifice circulaire ou ovalaire qui met l'intérieur de l'entonnoir en communication avec des lacunes plus ou moins développées, quelquefois relativement considérables. Celles-ci affectent rarement avec les canalicules plasmatiques une disposition étoilée autour de l'entonnoir. Le canal qui part de chaque entonnoir se dirige vers le bord latéral du corps, en suivant un trajet presque rectiligne. Là il se jette individuellement ou après s'être uni sur son chemin à un ou deux canalicules, dans une branche d'un réseau superficiel. Il existe de plus quelques-uns de ces canalicules à entonnoirs le long des bords latéraux presque immédiatement sous la cuticule. A l'intérieur de ces petits canaux se trouvent des corpuscules très réfringents (pl. II, fig. 10).

Le réseau superficiel. — Il est manifeste au niveau des quatre vésicules. Il constitue un réseau vasculaire à larges mailles polygonales. Les parois des canaux sont très minces. Au point de réunion, ils forment à la coupe optique des espaces triangulaires. Dans la lumière des canaux se trouvent des corpuscules

plus ou moins nombreux. Le réseau communique avec deux des quatre troncs longitudinaux par de petites branches latérales.

Le système des gros canaux. — Il a été décrit chez un grand nombre de Tétrarhynques par P.-J. Van Beneden (1), par G. Wagener (2) et un grand nombre d'autres observateurs. La disposition de ces vaisseaux varie beaucoup chez les différentes espèces. Dernièrement Hoek (3) a décrit cette partie de l'appareil chez le scolex du Tétrarhynque du Gade; elle a beaucoup d'analogie avec sa correspondante chez le scolex qui nous occupe. Il existe ici quatre troncs longitudinaux, deux pour chaque face. De chaque côté de la ligne médiane on peut distinguer un canal plus volumineux, plus clair, moins chargé de corpuscules calcaires, et un vaisseau de moindre diamètre et plus chargé d'éléments calcaires. A l'extrémité postérieure du corps ces canaux semblent se réunir deux par deux, en formant chacun une petite ampoule au niveau de l'invagination postérieure du corps. Je n'ai pas trouvé de vésicule terminale proprement dite. Dans la tête, les quatre canaux se résolvent en un reticulum qui se prolonge sur toutes les faces et dans l'épaisseur des bothridies; sur les faces ils délimitent des espaces polygonaux; dans les ventouses ils forment un réseau plus serré, à mailles plus irrégulières et fournissant quelques diverticules en cul-de-sac (pl. II, fig. 9). Hoek avait observé à l'extrémité antérieure de la tête chez son Tétrarhynque que le reticulum communiquait avec l'extérieur par des prolongements canaliculaires lagéniformes. Lors de ses observations il n'a pas fait de dessins exacts de ses organes et dans son travail il n'a pu en donner qu'une figure schématique (4). J'ai trouvé ces points de communication

---

(1) P.-J. Van Beneden, *Cestodes*, 1850.

(2) Wagener, *Die Entwicklung der Cestoden*. Breslau, 1854. — *Beiträge zur Entw. der Eingeweidewürmer*, 1857. Haarlem.

(3) Hoek, *Ueber den Encystirten Scolex von Tetrarhynchus*. Niederl. Arch. für Zool. Bd. V, Heft. I, 1879.

(4) Hoek, *Loc. cit.* p. 8.

avec l'extérieur en grand nombre à l'extrémité de la tête du scolex dont nous nous occupons (fig. 11, pl. II). J'ai pu étudier ces organes à l'aide de très forts grossissements (objectif M à immersion de Plössl et oculaire 2 Hartnack). Ces prolongements ont en effet une forme de bouteille (pl. II, fig. 12). Ils sont remplis de très fines granulations fort réfringentes, animées d'un mouvement brownien très caractéristique. J'ai vu sortir des orifices de ces canaux des gouttelettes de liquide contenant ces mêmes corpuscules animés des mêmes mouvements. L'existence des *foramina secundaria* est encore indéniable ici.

Vésicules cystiques de Tetrarhynchus tenuis. — Dans de jeunes vésicules, qui ont encore une forme globuleuse, on voit, dans l'épaisseur de leur paroi, courir deux canaux volumineux, communiquant à un pôle avec un petit réceptacle terminal ; à l'autre pôle, ils se recourbent en dedans et en arrière pour pénétrer dans l'épaisseur du renflement qui constitue l'ébauche du scolex. Wagener avait déjà observé ce fait. Indépendamment de ces canaux, on trouve dans la paroi de la vésicule de nombreux entonnoirs ciliés qui se prolongent dans un système de fins canalicules dont je n'ai pu voir les rapports avec les gros canaux. Dans des vésicules cystiques plus âgées, qui ont pris une forme allongée, suivant le diamètre qui passe, d'une part, par la vésicule terminale, de l'autre, par le scolex en voie de développement, la vésicule terminale se présente sous forme d'une petite ampoule d'où partent deux canaux latéraux qui s'étendent dans toute la longueur de la vésicule cystique. Sur leur trajet, ils se scindent quelquefois en deux branches qui cheminent plus ou moins parallèlement entre elles, puis qui se réunissent de nouveau pour reconstituer un canal simple. De là, la formation de larges boutonnières dans les canaux longitudinaux. A l'autre extrémité, les deux canaux se recourbent en dedans et en arrière pour pénétrer dans le scolex. Dans l'épaisseur des tissus de la vésicule cystique, il existe encore, à ce moment, un grand nombre de canalicules à entonnoirs ciliés; mais encore ici les rapports entre les fins canalicules et les gros canaux m'ont échappé.

PARTIE GÉNÉRALE.

MORPHOLOGIE DE L'APPAREIL EXCRÉTEUR DES VERS.

Dans un précédent travail, nous basant sur de nombreuses données bibliographiques et sur nos propres recherches, nous sommes arrivé à identifier l'appareil excréteur des Cestodes à celui des Trématodes, comme l'avait déjà fait P.-J. Van Beneden, Gegenbaur, Huxley et d'autres. Modifiant la caractéristique typique de l'appareil, par suite de nos observations personnelles confirmées par nos dernières recherches, nous disons : « *L'appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes se constitue d'une vésicule terminale débouchant à l'extérieur. De cette vésicule partent de gros canaux qui s'étendent dans toute la longueur du corps. Dans ces canaux débouche un système de fins canalicules qui prennent origine dans de petits entonnoirs ciliés en communication avec un système lymphatique lacunaire.* » Toutes les complications résultant du nombre des vaisseaux, de leur disposition, de la formation de réseaux, etc., peuvent se ramener à cette forme simple.

Mais nous voyons chez certains Cestodes des déviations importantes se faire : telle est l'apparition des *foramina secundaria* et la disparition de la *vésicule terminale.* Ce sont ces déviations que nous allons chercher à interpréter ici. Elles se rattachent à l'interprétation du Cestode lui-même.

Le Cestode représente-il une véritable colonie animale dont le scolex serait l'individu primitif agame et dont les proglottis seraient les individus sexués provenant du premier? Chaque proglottis représenterait alors une individualité comparable à celle d'un Trématode, par exemple. En présence des transitions que nous trouvons depuis le Cestode simple et non segmenté (*Archigetes Sieboldii* et *Caryophylleus*) jusqu'aux plus compliqués (*Tænia*), nous croyons que cette opinion n'est pas exacte. Chez l'*Archigetes Sieboldii* (Leuck.) et chez le *Caryophylleus*, nous voyons les organes sexuels simples, le corps non segmenté et au

point de vue de l'individualité, nous pouvons comparer ce Cestode à un Trématode. La *Ligula* présente un nombre considérable d'organes sexuels; mais la peau ne forme pas des replis multiples autour d'eux et la *Ligula* n'est qu'un *Caryophylleus* dont les organes sexuels se sont multipliés; c'est donc encore une individualité au même titre que le Trématode. Entre la *Ligula* et le *Bothriocephalus*, quelle différence voyons-nous? : allongement du corps et formation de replis de la peau autour de chaque groupe d'organes sexuels. Et le *Bothriocephalus* est une individualité comme la *Ligula* et partant comme le *Caryophylleus*, comme le Trématode. Enfin, quelle différence voyons-nous entre le *Tænia* et le *Bothriocephalus*, c'est que, chez le premier, les replis de la peau deviennent plus profonds, et que, à un moment donné, un segment peut se séparer de la souche et même, comme chez un *Echeinobothrium*, vivre isolément pendant un certain temps et augmenter de volume. En résulte-t-il que ce proglottis possède une individualité au même titre que le Trématode? Absolument pas; à notre avis le proglottis est un groupe d'organes qui s'est séparé tout comme le bras spermatophore d'un Céphalopode.

Au point de vue de l'individualité le Cestode est pour nous l'équivalent d'un Trématode, plus altéré encore que celui-ci par suite du parasitisme, et qui s'est considérablement allongé, et s'est progressivement compliqué à cause de la répétition des organes sexuels et la tendance à la métamérisation. Cela étant admis, voici comment nous expliquons les déviations de l'appareil excréteur. Primitivement, l'appareil excréteur du Cestode non segmenté communique avec l'extérieur comme celui du Trématode, par un orifice unique et postérieur le « *foramen caudale.* » Mais, par suite de l'allongement considérable du corps, suivi par le système excréteur, il arrive un moment où la vésicule pulsatile terminale ne suffit plus pour l'expulsion des produits excrétés. Alors apparaissent les *foramina secundaria.* Ce n'est jamais dans le voisinage de cette vésicule qu'ils se forment, mais ils se montrent d'abord à l'extrémité opposée, c'est-à-dire là où l'action de la vésicule pulsatile se fait sentir

avec plus de difficulté, et où la contractilité du vaisseau ne suffit plus, probablement, pour faire progresser le contenu vers la vésicule terminale. Leuckart (1) et Kölliker (2) nous les montrent chez les *Tænia* dans la région du cou, à la base des bothridies; ou bien on les rencontre dans la tête, comme Hoek (3) et moi (4) nous les avons observés chez les Tétrarhynques; ou bien seulement dans la partie antérieure du corps, comme je l'ai vu chez *Scolex Trygonis pastinacæ* (5). Par suite d'un allongement encore plus considérable du corps, toujours suivi par le système excréteur et par la tendance à la métamérisation, l'insuffisance de la vésicule pulsatile et de son *foramen caudale* devient encore plus marquée. Nous voyons alors, comme conséquence de ces nécessités d'organisation, les canaux de l'appareil urinaire se mettre en communication avec l'extérieur par un plus grand nombre de pores latéraux. On n'en trouve plus seulement à l'extrémité antérieure du corps, mais dans chaque proglottis. Leur répartition devient même symétrique. En suite de l'apparition de ces orifices dans chaque segment, l'appareil excréteur tend aussi à s'individualiser dans chacun d'eux. Plus ces *foramina secundaria* deviennent nombreux, moins la vésicule terminale a un rôle à jouer. Ainsi la voyons-nous cesser de pulser, comme nous l'apprend G. Wagener (6), chez les trois Cestodes où il a observé les pores latéraux. Et comme tout organe devenu inutile, elle a une tendance à l'atrophie, et nous la voyons disparaître chez le *Bothriocephalus punctatus* (7). Il est possible que cette tendance à l'individualisation de l'appareil excréteur dans chaque segment aille encore plus loin. On pourrait trouver un Cestode chez lequel l'appareil urinaire serait scindé et serait isolé complète-

---

(1) Leuckart, *Parasiten*, I, p. 173.
(2) Kölliker, *Zeit. für wiss. Zool.*, IX. S. 139.
(3) Hoek, *Niederl. Arch.*, Bd. V. Hest. I, 1879, p. 8.
(4) Fraipont, dans ce travail, p. 15.
(5) Idem, p. 5.
(6) G. Wagener, *Entw. der Cestoden*, p. 16. Breslau.
(7) Dans ce travail, p. 10.

ment dans chaque segment. Il deviendrait alors un appareil excréteur métamérique. Admettons même qu'il se subdivise en une partie de gauche et une partie de droite dans le proglottis. Alors pourrions-nous considérer ces organes comme homologues aux organes segmentaires des Annélides, des Hirudinées, des Géphyriens? Nous ne le croyons pas. Comme nous le ferons remarquer plus loin, les données actuelles que nous possédons sur le développement des organes segmentaires des vers supérieurs, prouvent que ces organes segmentaires ne peuvent pas être identifiés à ceux possibles des Cestodes.

Mais pouvons nous identifier l'appareil excréteur des Turbellariés à celui des Trématodes et des Cestodes? Comme nous le disions dans notre précédent travail, chez les Rhabdocœles la distribution des gros canaux, les rapports des fins canalicules avec ceux-ci ont une ressemblance frappante avec le système excréteur de certains Trématodes. Les points d'origine sont probablement les mêmes. Déjà Ant. Schneider (1) avait vu chez le *Mesostomum Erhenbergii*, que les plus fines ramifications étaient munies d'appendices infundibuliformes pourvus chacun d'un fouet vibratile. Quoiqu'il n'ait pas trouvé d'orifices mettant ces organes en communication avec les tissus ambiants, nous pensons que ce sont là indubitablement les entonnoirs ciliés des Trématodes. P. Francotte (2) a trouvé récemment chez un Dérostome que les points d'origine de l'appareil excréteur étaient de petites ampoules en forme de massues en communication avec un système lacunaire lymphatique. Francotte n'a pas trouvé de cils vibratiles ni de fouet à ces organes, mais ils correspondent bien probablement à nos entonnoirs. Quoique de telles observations n'aient pas encore été faites, quant aux points d'origine de l'appareil excréteur des *Dendrocèles*, nous croyons pouvoir dire que le type de cet appareil est le même chez ces vers que chez les Trématodes et les Cestodes.

Comme nous l'avons déjà dit, il ressort de l'étude comparative

---

(1) Ant. Schneider, *Plathelminthen*, p. 29. Giessen, 1873.

(2) P. Francotte, *Bulletins de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. I, 1881.

des Rotifères que leur appareil excréteur est identique à celui des Trématodes; seulement chez les premiers les entonnoirs débouchent dans une large cavité du corps, tandis que chez les seconds, ils sont en communication avec de petites lacunes lymphatiques.

Mais vis-à-vis des autres groupes de vers, quelle est la signification, qu'elle est la position de l'appareil urinaire des Trématodes et des Cestodes? Quels rapports y a-t-il entre l'organe excréteur d'un Cestode et d'un Trématode et les organes segmentaires des Annélides, des Géphyriens? Si nous établissons les rapports entre l'appareil urinaire des Rotifères et celui des autres vers, par le fait que nous connaissons le rapport de cet appareil des Rotateurs avec celui des Trématodes et des Cestodes, nous connaîtrons celui de ces derniers avec les autres vers. Or de précieux matériaux ont été apportés par Hatschek, dans ces derniers temps pour la solution de ce problème, par l'édification de sa *Théorie-Trochozoon* (1). Établissons d'abord cette théorie.

Déjà Huxley, Ray-Lankester et Gegenbaur avaient reconnu aux Mollusques une forme-souche, représentée par le stade larvaire que Ray-Lankester (2) désigne sous le nom de « *Trochosphère* ». Sous ce nom, ce savant rangea aussi la larve des Chœtopodes et des Némertiens. A ce nom de *Trochosphère* accepté dans la suite par Semper, Hatschek, pour éviter des confusions, substitua celui de « *Trochophora* ». Il a établi d'abord que la larve de tous les Annélides, celle des Mollusques et celle des Rotateurs peut être ramenée à cette forme « *Trochophora* ». Puis il a montré que phylogénétiquement les Annélides, les Mollusques et les Rotateurs se laissent dériver d'une forme ancestrale-souche qu'il appela : *Trochozoon*. Ce type présenterait d'une façon permanente les caractères de la phase *Trochophora*. Ce seraient les Rotifères qui, à l'état adulte, se rap-

---

(1) Hatschek, *Entwickl. der Anneliden*, 1878. — *Entwickl. von Echiurus* 1880. — *Entwickl. von Teredo*, 1880. (Arbeiten des Zool. Inst. zu Wien).

(2) Ray-Lankester, *Notes on Embryology and Classif.*, 1877.

procheraient le plus de cette forme-souche. Certains d'entre eux présenteraient les caractères du Trochozoon presque intacts (*Trochosphœra æquatorialis*, *Microdon clavus*, genre *Seison*). Enfin il a tenté de rattacher au Trochozoon les Céphalotriches, les Nématodes, les Platodes par les Rhabdocœles, les Némertiens par les Annélides, les Bryozoaires, les Brachiopodes, les Arthropodes comme dérivant des Annélides, les Géphyriens, les Tuniciers et Amphioxus et les Vertébrés. Nous n'avons à nous occuper ici que de l'évolution de l'appareil excréteur. Pour comprendre cette évolution et avant d'examiner les faits sur lesquels se base Hatschek pour l'établir, nous avons à connaître la constitution de la *Trochophora* et surtout la constitution et la position de l'appareil urinaire chez elle. Celle-ci a la forme d'une toupie dont la partie globuleuse constitue la région céphalique (*Kopfregion*) et la portion amincie, la région du tronc (*Rumpfregion*). Le corps est délimité par une rangée de cellules ectodermiques qui au pôle supérieur constituent un épaississement caractéristique, la plaque polaire (*Scheitelplatte*) : c'est le système nerveux central. La bouche est latéralement placée vers le tiers supérieur du corps sur la face que l'on peut appeler ventrale, tandis que la région opposée peut s'appeler : face dorsale. L'anus se trouve à l'extrémité inférieure du tronc du côté de la face dorsale. Il existe un bourrelet circulaire préoral ectodermique s'étendant dans toute la longueur du corps et pourvu d'une double rangée de longs cils vibratiles insérés sur une double rangée de cellules (*prœoral Wimperkranz*) ; c'est l'organe locomoteur. Il y a aussi un bourrelet circulaire vibratile simple postoral (*postoral Wimperkranz*) qui sert surtout à diriger les matières alimentaires vers la bouche. Enfin une portion intermédiaire à ces deux organes. Le tube digestif est complet et subdivisé en trois parties : un intestin antérieur et un intestin postérieur ectodermiques ; enfin un intestin moyen endodermique : l'épithélium du tube digestif est vibratile. Dans la région céphalique et dans celle du tronc une large cavité délimitée par l'ectoderme de la paroi d'une part, par l'endoderme du tube digestif de l'autre, c'est la cavité du corps. Elle montre à son intérieur dans la région céphalique un faisceau musculaire longi-

tudinal dorsal et un ventral (*Längmuskeln*). Dans la partie inférieure de la région céphalique se trouve un organe tout *caractéristique*, l'organe urinaire primordial, le *rein céphalique*. Celui-ci débouche dans la cavité du corps par plusieurs entonnoirs, il s'ouvre à l'extérieur, par un orifice situé à la face ventrale à la limite antérieure de la région du tronc. Enfin dans cette région du tronc se trouvent les deux lignes ou bandelettes mésodermiques (*Mesodermstreifen*) si caractéristiques aussi de la *Trochophora*, provenant de deux cellules mésodermiques primitives qui se trouvaient à l'extrémité tout à fait postérieure du tronc, sous l'anus. Ces lignes mésodermiques s'étendent depuis l'extrémité postérieure du tronc jusqu'à son extrémité antérieure. Voilà la constitution de la *Trochophora* typique, celle que devrait réaliser le *Trochozoon*, celle que l'on retrouve presque intacte chez le Rotateur. Mais ce rein céphalique primordial, nous le retrouvons dans la larve de tous les Annélides, des Échiures, des Mollusques; c'est donc lui qui est homologue chez ces animaux à l'appareil urinaire des Trématodes et des Cestodes.

Nous devons voir maintenant quels rapports existent entre le rein céphalique et les organes segmentaires proprement dits. Si ces rapports sont établis, nous aurons par là ceux existant entre ces organes segmentaires et l'appareil urinaire des Trématodes et des Cestodes. Hatschek, par ses magnifiques études sur le développement de *Polygordius* et du *Criodrilus*, est parvenu à ce but. Il a démontré l'origine des organes segmentaires chez les Annélides. *Polygordius* est le plus inférieur des Annélides connus; c'est lui qui, parmi eux, se rapproche le plus de cette forme : *Trochozoon*. Son développement est lent, allongé, si on peut s'exprimer ainsi, c'est lui qui va nous donner la clef de l'origine des organes segmentaires. Suivons les observations de Hatschek sur ce sujet. Chez les plus jeunes larves *Trochophora* de *Polygordius* qu'il ait examinées il trouve le long du faisceau musculaire longitudinal ventral, à la partie inférieure de la région céphalique, un tube cilié à son intérieur. Ce canal débouche antérieurement dans la cavité du corps par un entonnoir; il communique avec l'extérieur, à son autre extrémité,

du côté de la face ventrale au niveau de la limite antérieure de la ligne mésodermique du tronc (*Mesodermstreifen*). L'entonnoir consiste en une membrane mince, portant des côtes longitudinales; la surface interne est munie de cils vibratiles. Dans le protoplasme de cet organe on trouve un ou deux noyaux de cellules. Le canal consiste en quelques *cellules perforées;* en d'autres termes, la lumière du canal est intracellulaire. Claparède (1) avait vu que le canal de l'organe segmentaire d'un *Lumbricus* a une origine intracellulaire. C'est là la branche primaire du rein céphalique. Il se forme ensuite une seconde branche dépendante de la première, placée perpendiculairement par rapport à celle-là. Elle chemine le long de la portion antérieure du tronc et se termine dans la cavité du corps par un entonnoir. Il se forme ensuite un nombre d'entonnoirs plus considérable, peut-être par division des premiers, peut-être par formation nouvelle. A un moment donné on trouve deux entonnoirs à l'extrémité de chacune des branches. Les rapports de ces entonnoirs avec les branches rappellent ceux que j'ai observés chez le *Distomum divergens* (2). Quand le rein céphalique est complètement développé, il existe cinq entonnoirs. Voilà le rein céphalique typique tel qu'il existerait chez le *Trochozoon.* A une phase plus avancée du développement de *Polygordius* on trouve dans l'épaisseur de la plaque musculo-cutanée des premiers segments du tronc un canal longitudinal dont la paroi est en continuité de substance avec la paroi du canal du rein céphalique; il en est de même de sa lumière dans laquelle on voit un mouvement ciliaire ondulatoire. Ce canal se développe d'avant en arrière dans toute la longueur du tronc. Son extrémité antérieure se différencie progressivement en un entonnoir semblable à ceux du rein céphalique ; il débouche dans la cavité du corps ; mais la lumière du canal est encore en continuité avec celle du rein céphalique. Secondairement, il y a solution de continuité entre

(1) Claparède, *Zeitsch. für wiss. Zool.*, 1869.

(2) Dans le présent travail, page 3.

ces deux éléments. De plus, vers l'extrémité inférieure du segment la lumière du canal se met en communication avec l'extérieur, mais elle se prolonge encore dans celle du canal longitudinal qui intéresse la partie postérieure du tronc. Enfin il y a séparation complète. Par le même processus le canal longitudinal se scinde dans chaque segment. Cette transformation s'opère d'avant en arrière. A la fin du développement le *Polygordius* possède un rein céphalique et une série d'organes segmentaires devenus indépendants et se répétant identiques dans chaque métamère. Les rapports entre ces organes segmentaires et les dissépiments sont ceux des Annelides en général. Mais un fait curieux, c'est la différence considérable existant entre la forme et l'aspect des entonnoirs du rein céphalique et du premier organe segmentaire d'une part et de tous les organes segmentaires du tronc de l'autre (1). Ainsi donc, les organes segmentaires du tronc sont primitivement une dépendance du rein céphalique chez le *Polygordius*. Nous voyons là chez ce ver le développement typique de l'appareil urinaire d'un Annélide inférieur. Pour les Annélides supérieurs nous pouvons prendre le développement de l'appareil chez *Criodrilus* comme typique.

Suivons encore les recherches de Hatschek sur ce point. Nous avons ici un exemple de développement raccourci. A aucune phase du développement, le rein céphalique n'apparaît, pas plus que le canal longitudinal ou canal segmentaire du tronc. Ces deux premiers stades du développement de l'appareil urinaire sont sautés. Les organes segmentaires se développent aux dépens de groupes de cellules de la plaque musculo-cutanée (*Mesodermstreifen* primitives) situées sous l'ectoderme et recouvertes par les cellules endothéliales de la cavité du corps. Dans chaque segment, l'organe segmentaire se constitue d'une grosse cellule mésodermique placée au-dessus du dissépiment qui délimite inférieurement ce métamère. Puis vient une masse cellulaire qui traverse le dissépiment et qui s'étend le long de la paroi du seg-

(1) Hatschek, *Entw. der Anneliden*, pp. 33, 38, 39 à 41 et partie générale.

ment jusque vers son milieu. Progressivement ce cordon cellulaire prend la forme d'un S. Bientôt on peut y distinguer trois parties : une portion antérieure engagée dans le dissépiment, une portion moyenne en forme de bandelette et une portion terminale dirigée vers l'extérieur. Ces observations ne correspondent pas avec des recherches faites antérieurement chez le *Lumbricus* par Kowalevsky (1) qui faisait dériver l'organe segmentaire tout entier du dissépiment. Le cordon proémine de plus en plus dans la cavité du corps en s'entourant d'un revêtement endothélial. Les cellules mésodermiques constituant le cordon se multiplient. Il se creuse une lumière à l'intérieur de celui-ci dans toute son étendue; sur le vivant, on y observe un mouvement ciliaire. La grosse cellule antérieure se résout en un certain nombre de petites, mais Hatschek n'a pu observer le mode de développement de l'entonnoir. Enfin, par formation d'un orifice à travers l'ectoderme, la partie postérieure de la lumière du canal se met en communication avec l'extérieur.

Voilà le développement de l'organe segmentaire de *Criodrilus* d'après Hatschek. Mais encore ici comme chez la larve de *Polygordius*, le développement des organes segmentaires se fait d'avant en arrière, c'est-à-dire qu'à un stade déterminé de l'évolution embryonnaire, les organes sont d'autant plus développés qu'on les examine dans un segment plus rapproché de la région céphalique. Ils sont déjà très avancés dans les premiers segments, qu'ils sont encore à l'état d'ébauche dans les derniers. Chose remarquable, on ne trouve pas d'organe segmentaire dans le premier métamère du tronc, mais des éléments mésodermiques que Hatschek considère comme représentant le rudiment de ce premier organe segmentaire. Comme nous venons de le voir, ce premier organe est différent des autres chez le *Polygordius*; son entonnoir a la même constitution que ceux du rein céphalique lui-même, tandis que les entonnoirs des autres néphridies ont une forme tout autre. Il y a peut-être

---

(1) Kowalevsky, *Embryolog. Studien.*

lieu de considérer ce premier organe segmentaire du tronc chez le *Polygordius* comme faisant partie du rein céphalique lui-même. D'où sa disparition ici, alors que le rein céphalique fait défaut.

Si l'histoire de l'évolution ontogénique d'un organe est en raccourci son histoire phylogénétique, il s'ensuit que chez la larve du *Polygordius*, le plus primitif des Annélides connus, elle représente cette évolution de l'appareil urinaire de ces vers. Mais la connaissance de ce développement chez le *Polygordius* nous permet de déterminer avec Hatschek la signification des organes segmentaires du *Criodrilus*. Ils se sont formés aux dépens du canal longitudinal du tronc, qui est primitivement une dépendance du rein céphalique et qui apparaît encore indivis dans un stade du développement de *Polygordius*. Mais ce mode de développement de l'appareil segmentaire du *Criodrilus*, qui est un des plus inférieurs parmi les Chætopodes, peut être considéré comme typique pour ce groupe d'Annélides. Nous pouvons donc dire que les néphridies des Chætopodes proviennent du canal excréteur longitudinal du tronc ou canal segmentaire, qui est primitivement une dépendance du rein céphalique et qui s'en est séparé secondairement (1). Voilà les rapports établis entre les organes segmentaires des Annélides et le rein céphalique. Nous connaissons par conséquent la position de ces organes segmentaires vis-à-vis de l'appareil urinaire du Trochozoon et partant vis-à-vis des Rotateurs. Cependant ici s'élève une difficulté. Faut-il considérer l'appareil urinaire des Rotateurs comme représentant exclusivement le rein céphalique ou bien celui-ci, plus le canal excréteur longitudinal du tronc? Sans doute, l'histoire du développement des Rotateurs et de leur organe urinaire permettra seule de trancher la question d'une façon décisive (2). Mais, actuellement, je crois qu'il y a plus de raison d'admettre que l'appareil du Rotateur est celui du Trochozoon lui-même, c'est-à-dire le rein céphalique seul. A cette manière de voir

(1) Hatschek *Entw. der Anneliden*, pp. 19 à 21 et partie générale.
(2) Ibid., p. 89.

s'oppose la position des orifices de l'appareil qui se trouvent dans le cloaque. Mais il est possible que primitivement les orifices débouchaient à l'extérieur beaucoup plus haut, comme c'est le cas pour le rein céphalique. Ce ne serait que secondairement qu'il y aurait eu déplacement de ces orifices et cheminement de ceux-ci vers la portion postérieure du corps. En débouchant dans le cloaque, ils s'ouvrent en somme à l'extérieur, puisque le cloaque est une dépendance de l'ectoderme, une invagination de celui-ci. Nous nous basons dans cette appréciation sur ce qui existe chez les Trématodes et les Rhabdocœles. Ne voyons-nous pas chez les *Epibdella* et chez les *Pseudocotyles* les orifices de l'appareil excréteur situés en avant, à la face ventrale du corps, tandis que chez la plupart des Trématodes endoparasites ils débouchent à l'extrémité postérieure dans une vésicule terminale. Et chez les Rhabdocœles ne voyons-nous pas les deux canaux principaux s'ouvrir séparément tantôt à l'extrémité antérieure, tantôt à l'extrémité postérieure, tantôt par un orifice unique vers le milieu du corps ou même dans la bouche. Il est bien peu probable que ces orifices, dont la position varie, soient des formations indépendantes l'une de l'autre. Nous croyons plutôt qu'il s'agit simplement ici d'un déplacement d'orifices. C'est ce qui serait arrivé chez les Rotateurs. Alors l'appareil urinaire des Rotateurs serait celui du *Trochozoon* lui-même. Mais nous avons établi que l'appareil urinaire des Trématodes et des Cestodes est identique à celui des Rotifères. Dans ce cas, l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes représente le rein céphalique du *Polygordius*. Il s'est modifié chez les Cestodes par suite de l'allongement considérable du corps et de la tendance à la métamérisation. Chez le *Bothriocephalus punctatus*, par exemple, nous voyons le rein céphalique se mettre en communication avec l'extérieur par de nombreux *foramina secundaria*, disposés symétriquement dans chaque segment et l'orifice terminal primordial disparaître. Comme nous le disions plus haut, la différenciation pourrait encore aller plus loin; l'appareil pourrait se scinder dans chaque segment. Nous aurions alors un appareil excréteur métamérique. L'individualisation se

faisant même dans le proglottis en une partie de droite et une de gauche, pourrions-nous considérer ces organes segmentaires d'un Cestode comme homologues à ceux d'un Oligochœte? Non, chez le Cestode l'organe segmentaire serait une différenciation du rein céphalique lui-même, tandis que chez le second, c'est une dépendance du canal longitudinal du tronc qui probablement n'a d'homologue ni chez les Rotifères ni chez les Platodes. Sans doute, ce canal était primitivement en continuité de substance avec le rein céphalique, mais secondairement il s'en est séparé et chez les Annélides supérieurs, il apparaît seul. Nous pourrions dire que chez les Cestodes ce serait la portion céphalique du rein céphalique qui se transformerait en organe segmentaire, tandis que chez les Annélides c'est la portion troncale.

Ainsi donc l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes représente exclusivement le rein céphalique des Annélides. Mais ce rein céphalique existe aussi chez les Géphyriens. Là il n'est que transitoire; il disparaît chez l'adulte. Hatschek a fait une étude approfondie de cet organe chez l'*Echiurus* et il a justifié par les faits sa dénomination de rein céphalique. Sa position, son mode de développement, prouvent que nous avons bien affaire là à l'homologue du rein céphalique de *Polygordius*. Tout d'abord, il apparaît sous la forme d'un long et mince canal dans la portion inférieure de la région céphalique. Il chemine parallèlement et le long de la face dorsale du muscle ventral; il longe les cellules mésodermiques de la paroi du corps. A son extrémité postérieure, il débouche sur la face ventrale du corps, en avant de la ligne mésodermique, par un orifice, creusé dans la paroi ectodermique. A son extrémité antérieure, ce canal se termine par un petit renflement (*Anschwelung*) solide plus clair que le reste du canal. Cet élément porte à sa face libre et externe plusieurs cils ramifiés; il remplace l'entonnoir. A l'intérieur du canal, un mouvement ciliaire se distingue; il est dirigé vers l'orifice externe de l'organe. Ce canal est constitué histologiquement par quelques *cellules perforées* (*Durchbohrten Zellen*), ainsi que Claparède (1) l'a décrit le premier pour l'organe segmentaire du

(1) Claparède, *Zeitsch. für wiss. Zool.* Bd. XX.

Lumbricus, comme Hatschek (1) lui-même l'a observé chez les Pédicellines et dans le rein céphalique de *Polygordius*, Rabl (2) dans le rein primordial de *Planorbis* et Ray-Lankester chez les Hirudinées, c'est-à-dire qu'ici encore la lumière du canal est *intra-cellulaire*. C'est là la branche primaire du rein céphalique de l'Échiure tout à fait comparable à la partie correspondante chez la larve de *Polygordius*. Il se forme ensuite un rameau secondaire, qui entre en fonction alors que le rameau primaire commence à rétrograder. Ce rameau secondaire donne naissance à deux troncs qui se terminent dans la cavité du corps par un nombre de ramuscules de plus en plus considérable. L'extrémité libre de chacun d'eux est fermée par un organe dont la constitution est identique à celle de l'élément correspondant de la branche primaire. Grobben avait déjà bien observé cette seconde partie du rein céphalique : le tronc principal va s'ouvrir à l'extérieur. Ce rein céphalique ne fonctionne que pendant une certaine période du développement, puis le mouvement ciliaire à l'intérieur des canaux cesse, la lumière s'oblitère; le parcours des canaux n'est plus à distinguer que sous la forme de traînée de tissu cellulaire; enfin, ils disparaissent complètement sans laisser de trace. Cette atrophie des reins céphaliques marche de pair avec la formation des vésicules anales ou reins terminaux. Quand ceux-ci commencent à fonctionner, le rein céphalique a cessé de le faire (3). Nous voyons donc dans le type Annélide (car Hatschek range les Échiures parmi les Annélides) le rein céphalique persister pendant toute la vie: c'est chez les plus inférieurs; il apparaît seulement dans le cours du développement et disparaît dans l'adulte, chez d'autres; enfin, il cesse complètement de se présenter chez les Annélides supérieurs. Jadis j'avais cru pouvoir rapprocher l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes des vésicules anales des Géphyriens. Mais les observa-

---

(1) Hatschek, *Entw. der Anneliden.* Zeitsch. für wiss. Zool. C. XXIX.

(2) Rabl, *Morph. Jahrb.* Band V.

(3) Hatschek, *Ueber Entwickl. von Echiurus,* pp. 5, 6, 9, 16, 17, 19, 20, 23, etc.

tions de Hatschek que je viens de citer, montrent que cette interprétation est fautive. C'est bien plutôt au rein céphalique transitoire de l'Échiure qu'il faut les identifier.

Dans la larve *Trochophora* des Mollusques, il existe aussi un rein céphalique. Sa position, sa constitution chez *Teredo* (1) ont permis à Hatschek de l'identifier à celui de la larve du *Polygordius*. Nous pouvons donc l'identifier aussi à l'appareil urinaire des Trématodes et des Cestodes.

Mais Hatschek considère l'appareil excréteur des Némertiens comme représentant le canal excréteur du tronc de la larve *Polygordius*. Cette interprétation dépend de la place qu'il assigne à ces vers phylogénétiquement. Il les range à côté des Annélides, à la suite d'autres observateurs. Pour nous, les Némertiens sont des Turbellariés et, en conséquence, nous considérons leur appareil urinaire comme représentant le rein céphalique de la larve *Trochophora*, comme homologue de l'organe excréteur des Trématodes, des Cestodes et des Rhabdocœles. Nous admettons encore bien moins le rapprochement que fait Hatschek à la suite de Semper, de Dorhn et d'autres, avec des modifications cependant, des Vertébrés et des Annélides. Chez les Vertébrés, comme on le sait, il existe pendant certains stades du développement ou pendant toute la vie, des entonnoirs (2) ciliés placés à la surface des reins et débouchant, d'une part dans la cavité générale du corps, se prolongeant de l'autre dans des canalicules qui s'ouvrent dans les canaux urinifères, au niveau des corpuscules de Malpighi. Ce sont les entonnoirs segmentaires et les canaux segmentaires de Balfour. Hatschek (3) identifie ces éléments aux organes segmentaires du tronc de la larve de *Polygordius*, chez laquelle le canal excréteur longitudinal du tronc aurait persisté pour former le canal de Wolff (4). Actuellement nous croyons devoir faire toutes nos réserves au sujet de la phylogénie de ces éléments chez les Vertébrés.

---

(1) Hatschek, *Ueber Entwickl. von Teredo.*
(2) Id., *Entw. der Anneliden*, partie générale.
(3) Id., partie générale.
(4) Id., id.

En résumé, nous admettons que l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes est homologue de celui des Rhabdocœles, des Némertiens et des Rotifères, du rein céphalique des Annélides, des Géphyriens et des Mollusques. La *Théorie-Trochozoon* de Hatschek nous semble fondée, appliquée à l'évolution de l'appareil urinaire pour les Platodes et les Rotifères, pour tous les Annélides y compris les Géphyriens, pour les Bryozoaires, les Mollusques et les Brachiopodes, voire même pour les Nématodes et les Céphalotriches, peut-être pour les Arthropodes.

CAVITÉ DU CORPS.

De mes recherches sur les Trématodes et les Cestodes, j'ai pu conclure à l'existence, chez ces vers, d'espaces et de canalicules peu étendus creusés entre les cellules de tissu conjonctif. Dans ces espaces circule un liquide tenant en suspension des granules. La circulation est provoquée par les contractions du corps. C'est là un véritable système lymphatique, et le liquide que l'on trouve dans les lacunes intercellulaires représente le liquide nourricier de ces vers. Telles étaient les conclusions auxquelles j'étais déjà arrivé dans un précédent mémoire (1). Pour étendre ces conclusions aux autres groupes de Platodes, je m'étais basé sur quelques observations importantes : celles de Moseley chez les Planaires terrestres, celles de Hubrecht (2) et de Mac Intosch chez les Némertiens. Les observations de Graaf, qui a vu un véritable système lymphatique lacunaire chez les Rhabdocœles, et les dernières observations de Francotte chez un Dérostome, viennent fortement militer en faveur de ces généralisations. Francotte (3) a décrit chez ce Dérostome

(1) *Loc. cit.*, p. 453.
(2) Hubrecht, *Zool. Anz.* n° 37, 1879.
(3) Francotte, *Bulletins de l'Académie de Belgique*, 3e série, t. I, 1881.

un système lacunaire complet. Toutes mes observations nouvelles sur ce système chez les Trématodes et les Cestodes sont venues confirmer les premières.

Nous avons rattaché les Rotifères aux Platodes. Les rapports établis entre les Rotateurs et la *Trochophora* nous permettent de considérer l'ensemble des lacunes des Platodes comme homologue de la cavité du corps de cette forme primordiale (*Trochozoon*) d'où sont issus les Annélides, les Mollusques, etc.

Ray-Lankester (1) a fait jadis une théorie importante sur l'origine du système sanguino-lymphatique que nous devons discuter ici. Établissons d'abord cette théorie.

Il classe les animaux en *Homoblastica*, *Diploblastica* et *Triploblastica*, suivant que les différents éléments et organes qui les constituent, proviennent d'une seule et même espèce d'éléments cellulaires, de deux couches cellulaires primordiales et non identiques ou de trois feuillets primordiaux distincts. Chez les *Triploblastica*, le développement procède comme chez les *Diploblastica* : il existe un épiblaste et un hypoblaste. Puis une troisième couche cellulaire fait son apparition ; c'est une couche intermédiaire entre les deux premières : le mésoblaste. Une partie de cette couche devient plus adhérente à l'ectoderme, une autre à l'endoderme; la séparation devenant de plus en plus complète, donne naissance à une large cavité : la cavité générale du corps ou cœlome. Mais cette séparation peut être incomplète, elle peut se faire en tel ou tel point et pas en tel autre. Aussi le mésoblaste peut présenter une série de cavités en continuité plus ou moins imparfaites les unes avec les autres, il peut se former des canaux plus ou moins bien délimités qui déjà représentent le système que Ray-Lankester appela : *sanguino-lymphatique*. De plus la cavité sanguino-lymphatique, dit Ray-Lankester, est toujours en communication avec l'extérieur, par suite d'une invagination de l'épiblaste qui apparaît dans les vers

(1) Ray-Lankester, *Primitive Cell-layers of the Embrion.* Ann. und Magaz. of Nat. Hist., mai 1873.

les plus simples comme une paire d'organes segmentaires. « The communication of the mesoblastic blood-lymph-cavity » or a part of it, with the exterior occurs in all *Triploblastica*, » and is accompanied by an ingrowth of the epiblast, which, » appearing in the simplest worms as the pair of segmental » organs or « ciliated excretory tubes » persist in all the sub- » sequent modifications of the type (Echinoderms, Arthropods, » Mollusks, Vertebrates) (1). »

Ce serait chez les Platodes qu'apparaîtrait, d'après Ray-Lankester, la forme la plus simple du système sanguino-lymphatique. Il serait représenté par les canaux de l'appareil excréteur qui serait le commencement de la différenciation de ce système. « A blood-lymph-system or series of channels appeares in its » simplest form in the flat-worms, where the main portion of » those channelings in the mesoblast, sometimes spoken of as « water-vascular-system » must be regardet as the commencing » differentiation of the blood-lymph-vascular system (2). » Pour lui, les canaux de l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes ne sont que des excavations partielles du tissu mésoblastique qui, en prenant un volume plus considérable, forment, chez les Némertiens, l'espace périviscéral, celui des Géphyriens, des Chœtopodes, des Échinodermes. Quant aux orifices de l'appareil excréteur des Planaires, des Trématodes et des Cestodes, il les considère comme représentant exactement les orifices des organes segmentaires. Si l'espace sanguino-lymphatique est tubulaire (Platodes), l'organe segmentaire n'est alors que sa continuation vers l'extérieur. Si, au contraire, la cavité du corps devient plus vaste, alors l'organe segmentaire se met à flotter dans cette cavité et il y débouche par un entonnoir.

Telle est la théorie de Ray-Lankester sur l'origine des espaces sanguino-lymphatiques appliquée aux Platodes. Quand Ray-Lankester dit : le système sanguino-lymphatique existe chez tous les Triploblastiques, à différents degrés de développement, peut-

(1) Ray-Lankester, *loc. cit.*, p. 330.
(2) Id., p. 332.

être a-t-il raison. Mais quand il considère l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes comme homologue de la cavité du corps des autres vers, il fait une interprétation complètement fautive, à notre avis. L'appareil urinaire des Trématodes et des Cestodes ne représente pas plus le cœlome que les organes segmentaires d'un Chœtopode. Et peut-on considérer l'organe segmentaire comme le prolongement de la cavité du corps? Nous ne le pensons pas. Toute cavité lymphatique est creusée *entre des cellules*, elle est *intercellulaire;* au contraire, l'histoire de la formation des organes segmentaires du *Lumbricus* (Claparède) (1), des Bryozoaires (Hatschek) (2), du *Polygordius* (Hatschek) (3), des Géphyriens (Hatschek) (4), des Mollusques (Rabl) (5), les observations de Ray-Lankester lui-même chez les Hirudinées montrent que ces organes possèdent des cavités *intracellulaires*, c'est-à-dire que les cellules qui constituent ces canaux sont perforées. Peut-on assimiler une cavité intracellulaire à une cavité intercellulaire? Nous ne le pensons pas. Sans doute, chez les Platodes, on n'a pas fait de semblables observations au sujet des canaux excréteurs; mais il est à supposer que leur développement est le même. D'ailleurs nous avons trouvé le vrai système lacunaire lymphatique des Trématodes et de Cestodes (dont Ray-Lankester n'avait pas connaissance lors de la publication de sa note). Mais ce système lymphatique n'a rien à voir avec l'appareil urinaire, il s'arrête là où commencent les canaux de l'appareil excréteur, c'est-à-dire au niveau des entonnoirs ciliés. De la même façon que chez les Annélides, le canal segmentaire qui prend son point d'origine dans l'entonnoir et qui va s'ouvrir à l'extérieur par son autre extrémité, est un organe tout différent de la cavité générale du corps; de la même façon chez un Trématode ou un Cestode, tout

---

(1) Claparède, *Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, Bd. XX.
(2) Hatschek, *Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, C. XXIX.
(3) Id., *Arbeiten des Zool. zu Wien*, Bd. I. Heft. 3, 1878.
(4) Id., *ibid.*, Bd. III. Heft. I, 1879.
(5) Rabl, *Morph. Jahrb*, Bd. V.

le système de canaux qui prennent leur origine dans les entonnoirs ciliés et qui vont s'ouvrir à l'extérieur par un ou plusieurs orifices, doivent être considérés comme parfaitement distincts du système sanguino-lymphatique. Et il est probable que l'origine de ces deux formations est différente. Nous avons donc à faire la même distinction chez les Platodes entre le système sanguino-lymphatique et l'appareil excréteur que chez les Annélides entre la cavité périviscéral et les organes segmentaires.

Tout dernièrement a paru un travail important de Sommer (1) sur l'anatomie du *Distomum hepaticum*. Cet observateur a fait une étude assez complète de l'appareil excréteur de ce Distome. Dans ses investigations, il a suivi surtout la méthode des injections. Il a fait deux espèces d'injections : les unes par la vésicule terminale, les autres interstitielles : il est arrivé au même résultat par les deux méthodes. Il a vu la matière colorante pénétrer dans un système de gros et de fins canaux. D'où il est arrivé à cette conclusion qui n'est autre que celle de Ray-Lankester, c'est que l'appareil excréteur constitue un véritable système lymphatique. J'ai repris les observations de Sommer. En comprimant progressivement l'individu vivant, sous le couvre-objet et en me servant de très forts grossissements (obj. M. à imm. de Plössl et oc. 2, Hartnack), je suis parvenu à voir les entonnoirs ciliés qui ont complètement échappé à Sommer. J'ai observé aussi de petites lacunes autour de ces entonnoirs et de fins canalicules qui en partent. Donc l'appareil excréteur du *D. hepaticum* est identique dans ses parties essentielles à celui des autres Trématodes (2) et rentre dans la caractéristique que j'en ai donnée précédemment.

Je me résume. D'une part, le système des canaux de l'appa-

---

(1) Sommer, *Zeitsch. für wiss. Zool.*, XXXIV. Heft, 4, 1880, p. 583 et suiv.

(2) Je crois que tout le système des fins canalicules à entonnoirs ciliés et que les vraies lacunes ont échappé à Sommer. J'ai fait aussi un certain nombre d'*injections à pression constante* de l'appareil. Ces résultats, au point de vue de la configuration générale du système des canaux, sont assez divergents de ceux de Sommer, mais je ne suis pas encore en mesure de les publier.

reil excréteur des Trématodes et des Cestodes ne constituant pas, ni en partie, ni en totalité, un système sanguino-lymphatique quelconque, c'est un appareil parfaitement défini aux mêmes titres que les organes segmentaires des Annélides. D'autre part, le système sanguino-lymphatique des Trématodes et des Cestodes se constitue exclusivement d'espaces intercellulaires, de lacunes et canalicules plasmatiques interstitiels.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Planche I.

Fig. 1. *Scolex Trygonis pastinacæ* vu à un faible grossissement. Ensemble des gros vaisseaux *v* = vésicule ; *r* = réticulum; *v.a* = canal ascendant; *v.d* = canal descendant; *o* = *foramen secundarium ; f* = *foramen caudale.*

Fig. 2 Moitié d'une portion du corps montrant le vaisseau ascendant (*v.a*) chargé de corpuscules calcaires et un groupe de canalicules à entonnoirs terminaux — le vaisseau descendant (*v. d.*) avec deux branches latérales externes le mettant en communication avec l'extérieur par les *foramina secundaria* (*o*); *c* = cuticule; *e* = entonnoir cilié; *p* = couche granuleuse — (gross. obj. M à imm. de Plössl ocul. 2 Hartnack.)

Fig. 3. *Distomum divergens.* — Ensemble de l'appareil excréteur (détails étudiés à l'aide de l'obj. 10 à imm. ocul. 2 Hartnack).

Fig. 4. Une paire d'entonnoirs (fortement amplifiés) (obj. 10 à imm. oc. 2 Hartnack).

Fig. 5. Terminaison de l'un des gros troncs latéraux dans la vésicule, vue à la surface et fortement amplifiée (obj 10 à imm., oc. 2 Hartnack).

Fig. 6. Idem, vue à la loupe optique.

Planche II.

Fig. 7. Un segment médian, du corps du *Bothriocephalus punctatus* montrant l'ensemble de l'appareil excréteur observé à l'objectif 10 à imm. ocul. 2 Hartnack (Dessin réduit.) *o* = *foramen secundarium.*

Fig. 8. Extrémité postérieure du corps de *B. punctatus*. Ensemble du système de gros vaisseaux (même réduction du même grossissement.) *o* = *foramen secundarium* ; *f* = *foramen caudale* (?)

Fig. 9. Scolex de *Tetrarhynchus tenuis*. Ensemble des gros vaisseaux (obj. 8 ocul. 2, Hartnack.) *o* = *foramen secundarium*.

Fig. 10. Détails de l'appareil excréteur : une moitié de l'une des faces au niveau des vésicules (obj. M à imm. de Plössl, oc. 2 Hartnack.) *é* = réticulum ; *r* = entonnoir ; *c* = cuticule.

Fig. 11. La tête vue à la surface montrant les orifices secondaires de l'appareil excréteur (obj. 8, oc. 2 Hartnack.) *o* = *foramen secundarium*.

Fig. 12. Un canal latéral lagéniforme mettant l'appareil excréteur en communication avec l'extérieur (ocul. 2, obj. M à immersion de Plössl) figure fortement amplifiée, *c* = cuticule ; *e* = liquide expulsé.

—

SUPPLÉMENT.

J'avais complètement terminé le présent travail et mes planches étaient déjà depuis quinze jours chez le lithographe lorsque je reçus, le 22 du mois de janvier de cette année, un travail de M. *Théodore Pintner* (1), élève de M. le professeur Claus, de Vienne. Cet auteur me consacre la dernière page de son mémoire et dit n'avoir eu connaissance de mes observations sur l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes qu'après avoir complètement achevé les siennes. Encore ne cite-t-il que ma première note préliminaire, publiée dans les *Bulletins de l'Académie royale de Belgique*, 2e série, t. XLIX, n° 5, mai 1880. Dans la première partie de son travail, M. Pintner traite de l'appareil excréteur des Cestodes. Je n'ai à m'occuper ici que de cette partie. Comme point important, il a confirmé mes observations quant aux origines des canaux de l'appareil excréteur chez un certain nombre de Cestodes voisins de ceux que j'avais

(1) Pintner, *Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers Arbeit der Zool. Inst. Wien*, t. III. Heft. II, 1880.

étudiés et chez quelques types que j'avais déjà décrits. Mais pour lui les entonnoirs terminaux vibratiles sont complètement clos et ne communiquent pas avec des lacunes. La cellule qui délimite supérieurement chaque entonnoir serait une cellule à prolongements étoilés qui s'anastomoseraient avec les prolongements d'autres cellules ayant les mêmes caractères et appartenant au parenchyme. Pintner paraît ignorer que Walter défendit une thèse analogue en 1857 chez le *D. hepaticum* et *D. lanceolatum*. Pintner appuie dans son travail, à de nombreuses reprises, sur ce fait que les entonnoirs ciliés sont complètement fermés, et dans la page qu'il me consacre comme épilogue, il attaque mes observations. Je maintiens à ce propos ce que j'ai dit dans mes différentes notes : *les entonnoirs ciliés communiquent par un orifice latéral creusé dans leur paroi avec des lacunes interorganiques représentant un système lymphatique.* Pintner nie aussi l'existence de ce système lacunaire. C'est là le point essentiellement différent entre mes observations et les siennes. Il a trouvé cependant un épithelium bien marqué aux gros vaisseaux, ce que je n'ai pu observer d'une façon certaine. A part la différence que je viens de signaler entre ses observations et les miennes, Pintner ne fait que confirmer les données fournies par mes travaux antérieurs. Cependant il soutient qu'il n'existe d'orifices secondaires mettant en communication l'appareil excréteur indépendamment de la vésicule terminale que chez le *Triænophorus nodulosus*. Je lui oppose les observations de G. Wagener (1) chez *Tænia osculata* et *Dibothrium claviceps*, de Leuckart (2) et de Kölliker (3) chez les *Tæniadés*, celles de Hoek (4) (qu'il paraît ignorer) chez le *Scolex du Tétrarhynque du Gade*. Personnellement, comme on l'a vu dans la partie descriptive de ce mémoire, je suis en mesure d'affirmer cette existence dans la tête de *Tetrarhynchus tenuis*, chez *Scolex Trygonis pastinacæ* et chez

(1) G. Wagener, *Entw. der Cestoden*, p. 16.
(2) Leuckart, *Parasiten*, I.
(3) Kölliker, *Zeitsch. für wiss. Zool.* IX. S. 159.
(4) Hoek, *Niederländesches Arch. für Zool.*, Bd. V., 1879.

Bothriocephalus punctatus (1). J'ai montré chez le *B. punctatus* que dans les individus qui ont perdu des segments, tous les canaux longitudinaux ne débouchent pas à l'extrémité postérieure du dernier segment, mais qu'un certain nombre d'entre eux peuvent se fermer en cul-de-sac à l'encontre de ce que dit Pintner. De plus j'ai établi le premier que, chez les Cestodes aussi bien que chez les Trématodes, le système de fins canaux à entonnoirs ciliés est nettement séparé du système des gros troncs et que les canaux de ces deux systèmes ne changent pas progressivement de diamètre pour se jeter les uns dans les autres. Enfin, *je revendique surtout la priorité sur M. Pintner en ce que : j'ai établi, huit mois avant la publication de son travail, que chez les Cestodes aussi bien que chez les Trématodes l'appareil excréteur prend ses origines dans de petits entonnoirs ciliés.* D'après Pintner, Schneider aurait émis cette idée avant moi. Schneider a en effet, à l'article *Wassergefässsytem* de ses « Plathelminthen », renseigné des appendices infundibuliformes clos et ciliés comme terminant l'appareil excréteur, mais il les a vus non pas chez les Trématodes ou les Cestodes, mais chez un Rhabdocœle, le *Mesostomum Erhenbergii* (2).

La priorité sur M. Pintner, au sujet des faits précités, m'est acquise :

1° Par une première note publiée dans les *Bulletins de l'Académie de Belgique*, 2me série, n° 5, mai 1880;

2° Par une deuxième note publiée dans les mêmes *Bulletins*, n° 8, août 1880;

3° Par mon premier mémoire sur : l'*Appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes.* — Archives de Biologie. — Éd. Van Beneden et Ch. Van Bambeke, 3e fascicule, 22 août 1880;

4° Par une troisième note publiée dans les *Bulletins de l'Académie royale de Belgique*, 2e série, n° 11, novembre 1880.

---

(1) Dans le présent travail.

(2) A. Schneider, *Untersuchungen über Plathelminthen*, Geissen, 1873, p. 29, que j'ai cité dans mon précédent mémoire, p. 448 (Archiv. de Biol., fasc. 3, 1880).

ÜBER

EINE LEBENDIGGEBÄRENDE SYNAPTIDE

UND

ZWEI ANDERE NEUE HOLOTHURIENARTEN DER BRASILIANISCHEN KÜSTE;

VON

Dr. Hubert LUDWIG,

DIRECTOR DER NATURWISSENSCHAFTLICHEN SAMMLUNGEN IN BREMEN.

(Tafel III.)

I. — Ueber eine lebendiggebarende Synaptide.

Unlängst hatte Herr Prof. Ed. Van Beneden die Güte mir eine Anzahl Echinodermen aus der Ausbeute seiner brasilianischen Reise zu übersenden. Eine Durchsicht derselben führte mich zu dem Funde einer lebendiggebärenden *Chirodota,* deren Junge frei in der Leibeshöhle des mütterlichen Thieres liegen (1). Obschon ich nur ein einziges Exemplar des interessanten Thieres zur Verfügung hatte, so gestattete dennoch der gute Erhaltungszustand desselben eine genauere Untersuchung. Auch die jungen Thiere sind glücklicherweise so gut conservirt, dass sich die Grundzüge ihres Baues feststellen liessen. Da aber sämmtliche Jungen auf dem gleichen Entwicklungsstadium sich befinden, so musste ich mich begnügen, dies eine Stadium näher kennen zu

---

(1) Eine kurze vorläufige Notiz darüber gab ich bereits im *Zoologischen Anzeiger,* n° 66, p. 492.

lernen. Hoffentlich sieht sich der eine oder andere der amerikanischen Forscher durch meine Mittheilung veranlasst diesem Thiere seine Aufmerksamkeit zuzuwenden. Seine Mühe wird sich hier sicherlich lohnen, denn es scheint diese lebendiggebärende *Chirodota* für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen eines der günstigsten Objekte zu sein. Auch die Fragen, wie die Eier in die Leibeshöhle gerathen und auf welchem Wege die jungen Thiere die Leibeshöhle verlassen, werden sich wohl an reichlicherem, lebendem Materiale lösen lassen. Im Folgenden gebe ich zunächst eine möglichst genaue Beschreibung des Thieres selbst und dann eine Schilderung des einen von mir beobachteten Entwicklungsstadiums.

Beschreibung des erwachsenen Thieres. — Das einzige vorliegende Exemplar ist 18 Mm. lang und etwa 4,5 Mm. dick, von cylindrischer Gestalt, an beiden Enden gleichmässig abgerundet. Die Farbe ist weisslich; die Haut ist ein wenig durchscheinend; die fünf Längsmuskel sind schon von aussen deutlich als schmale undurchsichtige Streifen kenntlich. Die Oberfläche des ganzen Körpers ist mit Ausnahme der Radien mit undurchsichtigen Wärzchen bedeckt, deren grösste kaum 0,5 Mm. breit sind; die Wärzchen sind ziemlich gleichmässig, jedoch ohne eine bestimmte Anordnung, vertheilt; der Abstand zweier Wärzchen von einander übertrifft ihre eigene Grösse um das anderthalb bis zweifache. In jedem liegen zahlreiche, oft mehr als hundert, Kalkrädchen von der für die Gattung *Chirodota* charakteristischen Form. Die Rädchen (Fig. 10, 11) sind von ungleicher Grösse; die grössten haben einen Durchmesser von 0,07 Mm. Sie haben sechs Speichen und einen mit feinen Zähnchen besetzten Innenrand; ich zählte ringsum zwischen siebzig und achtzig Zähnchen. Ihre grosse Uebereinstimmung mit den Rädchen anderer Chirodoten zeigt, wie sehr begründet die Bemerkung Semper's ist, dass den Kalkrädchen dieser Gattung nur eine sehr geringe Bedeutung für die Artunterscheidung beizumessen ist (1).

(1) C. Semper, *Reisen im Archipel der Philippinen*, II, 1, Holothurien. 1868, p. 24.

Ausser den Rädchen finden sich in den Hautwärzchen, jedoch stets in sehr geringer Anzahl, leicht gebogene Kalkstäbchen, die circa 0,045 Mm. lang sind; ihre Enden sind knotig verdickt und ihr Mittelstück zeigt eine leichte Anschwellung (Fig. 12).

Es sind zwölf gleichmässig entwickelte gefiederte Tentakel vorhanden; jeder trägt zwölf Fiederläppchen, von welchen die zwei mittleren die übrigen an Länge übertreffen; die Fiederläppchen können nach aussen zusammengeklappt werden. Die Tentakel sind so getheilt, dass dem mittleren dorsalen Interradius sowie den beiden ventralen Interradien je zwei, den beiden seitlichen dorsalen Interradien aber je drei derselben angehören. Es ist das dieselbe Vertheilung wie sie nach Baur bei *Synapta digitata* und nach M. Sars bei *Oligotrochus vitreus* vorkommt (1).

Der Kalkring besteht aus zwölf Gliedern. Die zum Schlundsinus führenden Oeffnungen sind sehr klein und liegen ganz dicht hinter dem Kalkringe. An die Radialia des Kalkringes inseriren sich fünf kurze Retractormuskel, welche sich in ganz derselben Weise von den Längsmuskeln abspalten wie bei den Dendrochiroten. Selenka und Semper stellen das Vorkommen der Retractoren als durchaus charakteristisch für die Dendrochiroten hin. Und wenn auch Letzterer die *Molpadia chilensis* Müll. als einzige Ausnahme anführt (2), so sind doch beide Forscher darin einig, dass bei den Synaptiden niemals Retractoren vorkommen. Sie haben dabei offenbar übersehen, dass schon Grube bei *Chirodota discolor* Retractoren gefunden und deutlich abgebildet und beschrieben hat (3). Die Retractoren unseres Thieres unterscheiden sich von jenen der *Chirodota discolor*

---

(1) A. Baur, *Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta digitata.* Dresden, 1864 (Nova Acta Acad. C. Leop. Car., T. XXXI), Taf. II, Fig. 7. — M. Sars, *Nye Echinodermer* in *Fauna littoralis Norvegiæ,* udgivet af J. Koren og Dr. D. C. Danielssen; 3. Heft. Bergen, 1877, Taf. VII, Fig. 6.

(2) *Loc. cit.*, p. 156.

(3) E. Grube, *Ueber Chirodota discolor* in *A. Th. v. Middendorff's Reise in den äussersten Norden u. Osten Sibiriens,* Bd. II, Zoologie, Theil I. St.-Petersburg, 1851, p. 39, fig. 1.

durch ihre Kürze und durch den Umstand, dass sie durch ein bindegewebiges Septum mit der Körperwand in Verbindung bleiben, ähnlich wie das z. B. von Selenka bei *Phyllophorus perspicillum* (= *Urodemus perspicillum* Selenka) abgebildet worden ist (1).

Am Wassergefässringe ein einziger nach vorn verlaufender und bis auf das Endköpfchen im dorsalen Mesenterium festgelegter Steinkanal (Fig. 9); das Endköpfchen selbst liegt links vom dorsalen Mesenterium. Am Wassergefässringe hängen ferner vier grössere, etwa 2 Mm. lange, und drei kleinere, kugelige Poli'sche Blasen.

Rechts und links vom dorsalen Mesenterium, dicht hinter dem Steinkanal, befindet sich je ein kurzer und wenig verästelter Genitalschlauch (Fig. 14). Der rechts gelegene ist 5 Mm. lang und besitzt ausser der kurzen Endgabelung vier Seitenäste, der linke ist etwas kürzer und trägt nur zwei Seitenäste. Eine ähnliche Ungleichmässigkeit in der Ausbildung der beiden Genitalschläuche hat schon Grube bei *Chirodota discolor* beobachtet (2). In der Wand der Genitalschläuche kommen vereinzelte leicht gekrümmte Kalkstäbchen vor die an ihren beiden oder auch nur an einem Ende gegabelt und durchschnittlich 0,075 Mm. lang sind (Fig. 13); an der Basis der Genitalschläuche sind die Kalkstäbchen etwas dichter gelagert, hier finden sich unter ihnen auch einige wenige rädchenförmigen Gebilde, mit vier Speichen. Im Innern der Genitalschläuche entstehen Eier und Samenfäden nebeneinander. Es scheint als wenn die blinden Enden der Genitalschläuche und ihrer Seitenäste vorzugsweise der Erzeugung von Samenfäden dienten; denn in ihnen vermisse ich die Eizellen, während das der gefalteten Innenwand aufsitzende Epithel in der Bildung von Samenfäden begriffen ist.

Querschnitte durch weiter abwärts gelegene Parthien der Genitalschläuche lehren, dass von der Wandung fünf Längsfalten in das innere Lumen vorspringen, welche verschieden

---

(1) *Loc. cit.*, Taf. XX, Fig. 110.

(2) *Loc. cit.*

grosse Eizellen beherbergen. Das ganze Bild erinnert lebhaft an den Querschnitt, welchen Baur von dem Genitalschläuche der *Synapta digitata* gegeben hat (1).

Der Darmkanal macht die gewöhnliche Windung; die vordere Schlinge ist 9 Mm. vom Vorderende, die hintere Schlinge 4 Mm. vom Hinterende des Thieres entfernt. Von den Mesenterien verläuft dasjenige des zweiten absteigenden Darmabschnittes hart am rechten unteren Längsmuskel und ist durchaus frei von Wimperorganen. Das dorsale Mesenterium aber, sowie dasjenige des aufsteigenden Darmabschnittes sind insbesondere in der Nähe ihrer Insertion an die Körperwand mit zahlreichen Wimperorganen besetzt. Die beiden zuletzt genannten Mesenterien bilden hinter der hinteren Darmschlinge den z. B. auch bei *Synapta Beselii* und *Synapta glabra* vorkommenden und von Semper (2) als Mesenterialkanal bezeichneten Raum. Auch im Bereiche des Mesenterialkanales, der hier bis an das hintere Körperende sich erstreckt, sind zahlreiche Wimperorgane vorhanden. Ein Uebertreten der Wimperorgane auf die Körperwand, wie es Semper (3) bei *Synapta similis* beobachtete, kommt bei der vorliegenden Art nicht vor. Die Wimperorgane haben die gewöhnliche Form (Fig. 15); einen Kanal in ihrem Stiele konnte ich ebenso wenig wie J. Müller und Semper wahrnehmen. Bei den Chirodoten sitzen die Wimperorgane gewöhnlich in grösserer Anzahl einem gemeinsamen Stiele auf und bilden dadurch sogenannte Wimperbäumchen; nur *Chirodota rigida* wird von Semper als Ausnahme angeführt, indem bei ihr, ähnlich wie in der Gattung *Synapta*, die Wimperorgane einzeln dem Mesenterium aufsitzen. Letzteres ist nun auch bei der vorliegenden Art der Fall und scheint übrigens auch bei der von Grube untersuchten *Chirodota discolor* vorzukommen. An den Enddarm treten fünf feine Muskelbündel heran, welche sich von den fünf Längsmuskeln der Körperwand abspalten.

---

(1) *Loc. cit.*, Taf. III, Fig. 10.
(2) *Loc. cit.*, p. 33.
(3) *Loc. cit.*, pp. 10, 34.

Gefunden wurde unser Thier in der Bai von Rio de Janeiro in einer Tiefe von mehr als 30 Faden zu Anfang des Monats September.

Was die Bestimmung der im Vorigen beschriebenen Chirodota anbelangt, so zweifle ich nicht, dass sie mit der von Pourtalès beschriebenen *Chirodota* (*Synapta* Pourt.) *rotifera* identisch ist. Bei dem Interesse, welches diese Art durch die nachher näher zu besprechende Brutpflege verdient, erlaube ich mir hier alle auf sie bezüglichen Angaben zusammenzustellen; es rechtfertigt sich das umsomehr als die betreffenden Angaben sich in weniger verbreiteten Zeitschriften befinden.

Die Pourtalès'sche Beschreibung (1) lautet folgendermassen : « *Synapta rotifera.* Twelve short, thick, palmated tentacles, divided into eight or ten branches, of which the middle ones are the longest. Skin transparent, of a light purplish color, covered with white, wartlike spots. Tentacles whitish, with similar spots on their base. The five longitudinal muscles are seen as purple bands. A very young specimen has only four branches to its tentacles, and his white warts arranged regularly in longitudinal rows, alternating with the muscles. The skin contains, in the white warts, great accumulations of calcareous bodies, in the form of very regular wheels, each having six spakes. Each wart contains about eighty or one hundred of them, of all sizes; the largest having a diameter of about $\frac{1}{3000}$ of an inch. The skin also contains small calcareous, elongated bodies, in the form of those we have observed in the conical papillae of *Holothuria floridana* » (= *Holothuria atra* Jäger). « This species lives in the interstices of the branches of a coral, which occurs on shoals in Biscayne Bay, Florida. I have kapt alive this species in a glass jar, along the sides of which they would climb, actively, by means of the tentacles; the body hanging down in the water. »

Dass Pourtalès die Grösse der grössten Kalkrädchen mit

(1) *Proceedings of the American Association for the Advancement of Science,* 5th Meeting, held at Cincinnati, May 1851. Washington C., 1851, p. 15.

$\frac{1}{5000}$ engl. Zoll angibt, halte ich für einen *lapsus calami;* es soll wohl heissen $\frac{3}{1000}$. Denn Kalkrädchen von so geringer Grösse $\frac{1}{3000} = 0{,}008$ Mm. sind bis jetzt von keiner *Chirodota* bekannt, während die Grösse $\frac{3}{1000} = 0{,}075$ Mm. den Grössenverhältnissen, wie wir sie von anderen Chirodoten kennen, entspricht. Wären die Rädchen der *Chirodota rotifera* wirklich so klein, also kein Schreibfehler bei den Pourtalès'schen Ziffern mit untergelaufen, so würde Verrill in seiner Beschreibung derselben Art diesen auffälligen Umstand gewiss erwähnen und auch Pourtalès selbst würde denselben wohl nicht unbetont gelassen haben.

Pourtalès hatte seine Art in die Gattung *Synapta* gestellt. Der nächste Autor aber, welche dieselbe gelegentlich erwähnt, W. Stimpson (1), reiht sie der Gattung *Chirodota* ein. Auch von Selenka (2) wird die *Synapta rotifera* Pourt. zur Gattung *Chirodota* gestellt und von Semper, womit ich mich indessen nicht einverstanden erklären kann, als Synonym zu *Chirodota pellurida* Vahl gezogen (3).

Es folgt dann die Beschreibung von Verrill (4) : « Elongated and slender, the whole surface thickly covered with small white slightly prominent verrucae. Tentacles 12, short, with about five digitations upon each side, the two terminal ones longest. Color, in alcohol, light purplish brown. The specimens, which are not entire, are two or three inches long, and about 0,25 in diameter. The calcareous, wheelshaped bodies in the skin, are all very minute, but variable in size, provided with 6 spokes, which are often thinner along the middle, so as sometimes to appear almost as if double, rim narrow, centre not perforated.

---

(1) W. Stimpson in einem Referate über Woodwart u. Barrett's Abhandlung *On the genus Synapta* in *American Journal of Science and Arts,* vol. XXIX, 1860, p. 134.

(2) E. Selenka, *Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien* (Zeitschrift für wissensch. Zool., Bd. XVII, 1867, p. 367).

(3) *Loc. cit.*, p. 266.

(4) A. E. Verrill, *Notes on Radiata,* n° 4. Notice of the Corals and Echinoderms collected by Prof. C. F. Hartt, at the Abrolhos Reefs, Province of Bahia, Brazil, 1867. Published February 1868 (Transact. Connecticut Academy, vol. I). New Haven, 1866-1871, p. 371, pl. IV, fig. 9, 9*a*.

With these there are larger, oblong, irregularly shaped, calcareous bodies, mostly enlarged and truncated at the ends. — Abrolhos Reefs, in the shallow tide pools and holes in the reefs under dead corals. »

Die beiden Figuren von Verrill stellen zwei Rädchen dar bei 150facher Vergrösserung; berechnet man danach die wirkliche Grösse der von Verrill abgebildeten Rädchen so erhält man für das grössere 0,06, für das kleinere 0,04 Mm. Auch dies spricht für die Richtigkeit meiner oben geäusserten Vermuthung, dass die von Pourtalès angegebene Grösse aus $\frac{1}{3000}$ in $\frac{3}{1000}$ Zoll zu corrigiren ist. Ob der Innenrand des Rädchens gezähnt ist, lässt sich leider aus den Verrill'schen Figuren nicht erkennen; der Gesammthabitus stimmt aber ganz mit den Rädchen unseres Thieres überein.

Endlich erwähnt neuerdings Rathbun (1) das Vorkommen der *Chirodota rotifera* in der Bay of Bahia.

Möglicherweise haben wir in unserem Thiere auch die Oersted'sche *Synaptula vivipara* vor uns. Im Jahre 1850 demonstrirte der genannte Forschen der naturhistorischen Gesellschaft in Kopenhagen « Zeichnungen von einer neuen Gattung der Synapta-Gruppe : *Synaptula vivipara*, gefunden in Westindien in seichtem Wasser; Farbe grünlich. Er erläuterte den inneren Bau (Augen, Hautdrüsen, Entwicklung der Kalkanker) und die Hauptzüge der Entwicklung dieser lebendig gebärenden Holothurie, welche ein interessantes Gegenstück zu der Entwicklung bietet, wie sie durch J. Müller bei den echten Holothurien beobachtet wurde (2). » Dies ist der ganze Inhalt der fragmentarischen Notiz von Oersted. Weder von ihm selbst noch von

---

(1) R. Rathbun, *A List of the Brazilian Echinoderms*, with Notes on their Distribution etc. (Transact. Connecticut Academy of Arts and Sciences, vol. V, part I). New Haven, 1880, p. 141 : « Plataforma, Bay of Bahia; buried in the sandy mud of tide pools. »

(2) In Obigem habe ich die Notiz von Oersted, soweit meine minimalen Kenntnisse des Dänischen es gestatteten, nach ihrem ganzen Wortlaute zu übersetzen versucht. Dieselbe findet sich in *Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjöbnhavn* for Aarene 1849 og 1850, p. vii.

anderer Seite ist irgend etwas genaueres über die *Synaptula vivipara* bekannt geworden. Da Oersted nicht einmal eine Diagnose seiner neuen Gattung und Art gegeben hat, so ist ein sicheres Wiedererkennen derselben unmöglich. Da er aber ausdrücklich von Kalkankern spricht, so scheint es doch wahrscheinlich, dass er eine andere Art als unsere *Chirodota* vor sich gehabt hat. Auch die grünliche Färbung will zu unserer *Chirodota* nicht passen, wohl aber der Fundart. Was Oersted mit den « Augen » meint, ist gleichfalls bei dem Mangel näherer Angaben unsicher (1) und darum für das Wiedererkennen der Art ziemlich unbrauchbar. Unter diesen Umständen kommt man bezüglich der *Synaptula vivipara* aus blossen Vermuthungen nicht heraus und es ist gar kein Grund vorhanden jene durchaus mangelhaft oder eigentlich gar nicht charakterisirte Gattung *Synaptula* zu acceptiren wie es von Bronn (2), Selenka (3) und Semper (4) geschehen ist, es sei denn dass man das Lebendiggebären schon an und für sich als Gattungsmerkmal gelten lässt.

Offenbar ist unser Thier identisch mit der lebendiggebärenden *Chirodota,* welche Selenka (5) in der Bai von Rio de Janeiro beobachtet aber bis jetzt nicht näher beschrieben hat.

Beschreibung des in der Leibeshöhle gefundenen Jugendstadiums. — Im Innern des oben beschriebenen Exemplares von *Chirodota rotifera* und zwar völlig frei in der Leibeshöhle fanden sich sechszehn junge Thiere, alle auf demselben schon weit vorgeschrittenen Entwicklungsstadium. Dieselben lagen nicht etwa beisammen in einem bestimmten Abschnitte der Leibeshöhle, sondern an verschiedenen Stellen; einige lagen im Umkreise des

---

(1) J. Müller scheint für sicher zu halten, dass Oersted dieselben augenartigen Organe meint, welche bei anderen Synaptiden an der Basis der Tentakel vorkommen. Cf. J. Müller, *Ueber Synapta digitata und über die Erzeugung von Schnecken in Holothurien.* Berlin, 1852, Anmerkung auf pag. 2.

(2) *Klassen u. Ordnungen des Thierreiches,* Actinozoa. 1860, pp. 388, 403, 406.

(3) *Loc. cit.,* p. 365.

(4) *Loc. cit.,* pp. 8, 24, 267.

(5) E. Selenka, *Keimblätter- und Organanlage bei Echiniden.* Vorläufige Mittheilung (Sitzungsber. d. physik.-medicin. Societat zu Erlangen, Sitzung vom 12. Mai 1879, p. 8).

Schlundkopfes, andere im hintersten Körperende, wieder andere in dem Mesenterialsinus. Eines der Jungen hing an einer der kurzen Verzweigungen der Zwitterdrüse; ich glaubte dadurch vielleicht einen Fingerzeig für die Erkenntniss des Weges zu erhalten, auf welchem die Jungen in die Leibeshöhle gerathen; indessen zeigte die genaue Untersuchung der Anhaftungsstelle, dass an ihr die Wand der Zwitterdrüse sich durchaus intact und mit ihrem sonstigen Baue übereinstimmend verhält; sonach kann ich jenes Anhaften nur als ein zufälliges betrachten. Es muss den weiteren Untersuchungen überlassen bleiben festzustellen, auf welchem Wege die Eier in die Leibeshöhle hinein und die jungen Thiere aus ihr hinaus gelangen.

Bei anderen Holothurien ist ausser der oben erwähnten, vielleicht mit unserer Art identischen *Synaptula vivipara* Oersted, nur noch ein einziger Fall bekannt, in welchem die Jungen sich in der Leibeshöhle des mütterlichen Thieres entwickeln. Leider aber sind wir auch über diesen Fall bis jetzt nur dürftig unterrichtet. Kowalevsky beobachtete (Neapel, im Sommer), dass bei *Phyllophorus urna* die jungen Thiere frei in der Leibeshöhlenflüssigkeit des mütterlichen Thieres umherschwimmen, war aber verhindert die Sache genauer zu verfolgen (1). Im April und Mai dieses Jahres habe ich mich in Neapel bemüht die Kowalevsky'schen Beobachtungen zu wiederholen, jedoch vergebens; es wird das wohl darin seine Erklärung finden, dass ich zu einer anderen Jahreszeit als Kowalevsky meine Untersuchungen vornahm.

Die Gestalt der jungen aus der Leibeshöhle entnommenen circa 1 Mm. langen Chirodoten ist in Figur 1 wiedergegeben. Die Körperwand ist durchscheinend, sodass man sowohl die fünf radiären Längsstreifen als auch den in der Mitte seines Verlaufes ein wenig gewundenen Darmkanal von aussen wahrnehmen kann. Am Vorderende befinden sich fünf Tentakel, von

---

(1) A. Kowalevsky, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien* (Mém. de l'Acad. impér. des sciences de St-Pétersbourg, VIIe sér., T. XI, no 6, 1867, p. 7).

welchen jeder an seiner Spitze ein Paar kleine Ausbuchtungen (spätere Fiederläppchen) besitzt.

In der Körperwand bemerkt man Gruppen von theils in der Bildung begriffenen, theils schon fertigen Kalkrädchen. Ausser einigen wenigen zerstreut vorkommenden und meist mit 8-11 Speichen versehenen Kalkrädchen zählt man im Ganzen zehn Gruppen von sechsspeichigen Rädchen, die alle in den Interradien liegen, fünf davon am Vorderende, fünf andere stärker entwickelte am Hinterende; die Rädchen (Fig. 7) haben eine Grösse von 0,032-8,04 Mm. Anfänglich haben die Rädchen die Gestalt eines sechsstrahligen Sternes (Fig. 5), dessen Strahlen dann an ihrer Spitze rechts und links einen Fortsatz bilden (Fig. 6); später verwachsen je zwei benachbarte Fortsätze und lassen so den Reifen des Rädchens entstehen. Damit stimmen die Beobachtungen überein, welche Baur(1) und Metschnikoff(2) über die Bildung der Kalkrädchen bei den Auricularien angestellt haben; ähnliche Entwickelungsstadien fand Théel (3) bei *Trochoderma.*

Zum Zwecke genauerer Untersuchung wurden die vorhandenen Jungen theils *in toto* aufgehellt, theils in Längs- und Querschnitte zerlegt. Ueber den Bau liess sich das Folgende feststellen. Es sind nur scheinbar erst fünf Tentakel vorhanden; in Wirklichkeit besitzt das junge Thier deren bereits sieben. Die Kleinheit des sechsten und siebten Tentakels und ihre versteckte Lage sind Schuld daran, dass dieselben bei der Ansicht von aussen nicht wahrgenommen wurden. Während die fünf schon oben erwähnten grösseren Tentakel eine Länge von 0,3 Mm. haben, sind die zwei kleinen nur 0,1 Mm. lang; sie ragen nach aussen noch gar nicht hervor, sondern liegen ganz im Inneren des den Mund umgebenden Hautwulstes. Ihre Lage ist mit

---

(1) Baur, *loc. cit.*, p. 46.

(2) E. Metschnikoff, *Studien über die Entwickelung der Echinodermen und Nemertinen* (Mém. de l'Acad. impér. de St-Pétersbourg, VIIe sér., T. XIV, no 8, 1869, p. 5).

(3) Hj. Théel, *Note sur quelques Holothuries des mers de la Nouvelle-Zemble.* Upsala, 1877, p. 13, pl. II, fig. 3-6.

Bezug auf die Regionen des Körpers eine ganz constante. Wie Figur 4 zeigt liegen sie einander gegenüber, der eine rechts, der andere links von der Medianebene des Thieres. Der rechte liegt dorsalwärts von dem rechten ventralen Radius und der linke dorsalwärts von dem linken ventralen Radius. Während also der mittlere dorsale und die beiden ventralen Interradien nur je einen grossen Tentakel besitzen, haben der rechte und linke dorsale Interradius je zwei, einen grossen und einen kleinen Tentakel. Es sind also, wenn wir dieses Verhalten mit dem entsprechenden des erwachsenen Thieres vergleichen, hier schon dieselben beiden Interradien in Bezug auf die Tentakelzahl bevorzugt, welche sich auch im erwachsenen Thiere durch die grössere Tentakelzahl auszeichnen. Man braucht nur die fünf grösseren Tentakel des jungen Thieres sich verdoppelt zu denken um das Verhalten des erwachsenen Thieres vor sich zu haben. Es ist interessant zu sehen, dass die durch die Zwölfzahl der Tentakel des erwachsenen Thieres ausgesprochene Abweichung von der fünfstrahligen Anordnung schon bei den sieben Tentakeln des jungen Thieres zum Ausdrucke gelangt und dass die Symmetrieebene der sieben Tentakel des jungen Thieres ebenso wie bei die der zwölf Tentakel des erwachsenen mit der dorsoventralen Medianebene zusammenfällt.

In der Wand der Tentakel konnte ich nur Längsmuskelfasern, keine Ringmuskelfasern wahrnehmen. An seinem inneren Ende theilt sich der Hohlraum des Tentakels in einen blindgeschlossenen kürzeren Abschnitt, welcher der Aussenfläche des Kalkringes anliegt, und in einen bedeutent verengten Kanal, den sogenannten Tentakelcanal, welcher an der Innenfläche des Kalkringes hinzieht und schliesslich in den Wassergefässring einmündet (vergl. Fig. 2).

Der Wassergefässring ist in den radiären Bezirken von dem Kalkringe getrennt durch die Eingangsöffnungen zu dem als Schlundsinus bezeichneten Abschnitte der Leibeshöhle. An dem Wassergefässring hängt ventral eine kleine rundliche Poli'sche Blase, dorsal entspringt von demselben der Steinkanal, den wir etwas genauer betrachten müssen (vergl. auch Fig. 8). Derselbe

verläuft in einem Bogen, die Leibeshöhle durchsetzend, zur Körperwand. Dort angekommen setzt er sich knieförmig umbiegend in einen von vorn nach hinten verlaufenden Kanal fort, welcher in seiner ganzen Ausdehnung zwischen der Endodermschicht und der Ectodermschicht der Körperwand, also im Mesoderm liegt und dicht unter dem Ectoderm mit einem etwas angeschwollenen Endstücke blindgeschlossen aufhört. Bekanntlich mündet auch bei den Holothurien der Steinkanal anfänglich durch den Rückenporus nach aussen. Bei den erwachsenen Holothurien aber hat der Steinkanal jede Verbindung mit der Aussenwelt gewöhnlich (1) aufgegeben, so auch bei unserer *Chirodota*. Mir scheint nun in dem eben erwähnten Verhalten des Steinkanals des jungen Thieres ein Uebergangsstadium zu dem Zustande, wie wir ihn bei dem erwachsenen finden, vorzuliegen. Die Einschnürung des Steinkanals an seiner Umbiegungsstelle in das in der Körperwand gelegene Stück (Fig. 8) deutet offenbar darauf hin, dass an dieser Stelle im nächsten Stadium eine völlige Ablösung des Steinkanals von der Körperwand stattfinden wird.

Der Nervenring sowie die von ihm abgebenden radiären Nerven sind deutlich aus zwei Schichten, einer äusseren zelligen und einer inneren feinfaserigen zusammengesetzt (vergl. Fig. 2 und 3). Nach innen von den radiären Nerven liegen die Längsfasern der fünf radiären Muskel. Nach aussen von dem Nervenring und dem Anfangstheil der radiären Nerven befindet sich ein eigenthümlicher Raum, der besonders zwischen je zwei Tentakeln eine beträchtliche Ausdehnung gewinnt, indem er hier den ganzen sich bis zur halben Länge der Tentakel erhebenden Hautwulst ausfüllt. Er beherbergt einige, an meinen Präparaten nur undeutlich erkennbare, zellige Elemente, die durchaus den Mesodermzellen anderer Körperstellen gleichen. Wahrscheinlich

---

(1) Dass es Holothurien gibt, bei welchen die anfängliche Verbindung des Steinkanals mit der Aussenwelt durch das ganze Leben erhalten bleibt, haben wir neuerdings durch Danielssen und Koren erfahren; vergl. D. C. Danielssen og J. Koren, *Fra den norske Nordhavsexpedition*, Echinodermer (Nyt Magaz. f. Naturvid., 25. Bd., pp. 85-140, 1879).

ist dieser mesodermale Raum ein Rest der Furchungshöhle (« Gallertkern »). Da ich weder frühere noch spätere Stadien untersuchen konnte, so muss ich einstweilen auf eine weitere Discussion dieses Raumes verzichten.

Schliesslich habe ich noch die kleinen 0,032 Mm. grossen Bläschen zu erwähnen, die man zu je einem Paare an dem adoralen Abschnitte eines jeden radiären Nerven wahrnimmt (Fig. 4). Es sind das augenscheinlich dieselben Gebilde, welche von anderen Synaptiden als fragliche Gehörbläschen bekannt sind.

II. — Zwei neue Holothurienarten der brasilianischen Küste.

Die Sendung des Herrn Prof. Ed. Van Beneden enthielt noch zwei andere Holothurien-Arten, die ich nach sorgfältiger Vergleichung mit den bis jetzt bekannten Formen für neu halten muss. Die eine derselben gehört in die Gattung *Thyonidium*, die andere in die Gattung *Synapta*.

1. — *Thyonidium parvum*, n. sp.

Das eine Exemplar ist 26 Mm. lang, hinten stärker verjüngt als vorn, in der Mitte des Körpers 8 Mm. dick. Die Füsschen über den ganzen Körper zerstreut, jedoch viel zahlreicher auf den Radien und hier eine deutliche Doppelreihe bildend. Farbe blassröthlich. Achtzehn Tentakel, von denen neun grössere mit neun kleineren abwechseln.

Die Kalkkörper erfüllen dicht nebeneinander liegend die ganze äussere Hautschicht und haben alle die gleiche Gestalt; sie bestehen aus einer länglichen Scheibe, welche in der Regel von acht grösseren und zwei kleineren Oeffnungen durchbohrt ist, und auf deren Mitte sich zwei kurze senkrecht zur Scheibe stehende Stäbe erheben, die durch eine in der Längsrichtung der Scheibe verlaufende Brücke miteinander verbunden sind und mit jener Brücke zusammen in circa acht kurze Dornen

endigen (vergl. Fig. 16, 17, 18). Die Kalkkörper haben eine Länge von 0,098 Mm. Ganz gleiche Kalkkörper liegen auch in der Wand der Füsschen, reichen aber niemals bis zu der aus fünf Stücken bestehenden grossen Endscheibe derselben. Der Kalkring besteht aus zehn schmalen, schlanken Kalkstücken, von welchen die fünf 3 Mm. langen, Radialia nach hinten sich in zwei, 1,5 Mm. lange, aus kleinen Kalkstückchen gebildete Fortsätze verlängern.

Am Wassergefässringe zwei nebeneinander sitzende, 3,5 Mm. lange Poli'sche Blasen und ein im dorsalen Mesenterium festgelegter, ganz kurzer, nur 2 Mm. langer Steinkanal mit winzigem, rundlichem Köpfchen. Die Ansatzstelle der jederseits vom dorsalen Mesenterium ein kleines Büschel mehrfach getheilter Schläuche bildenden Geschlechtsorgane liegt 10 Mm. hinter dem Vorderende des Thieres (bei eingezogenem Schlundkopfe). Die Insertion der kräftigen Retractoren 9 Mm. vom Vorderende. Die Kloake ist 6 Mm. lang.

2. — *Synapta Benedeni*, *n. sp.*

Es liegen mir drei Exemplare von 22, 30 und 35 Mm. Länge vor; das mittlere derselben lege ich der folgenden Beschreibung vorzugsweise zu Grunde. Dasselbe hat einen Durchmesser von 8 Mm. Die zwölf Tentakel gleichen in ihrer Gestalt denjenigen von *Synapta digitata;* ausser einem kürzeren terminalen besitzen sie jederseits an ihrer Spitze nur zwei längere Fiederläppchen. Die Farbe ist weisslich. Die dünne Haut lässt die Muskelstreifen durchschimmern. Der ganze Habitus erinnert an *S. digitata.*

Die Anker sind 0,62 Mm. lang und an den Spitzen mit einigen kleinen, stumpfen Zähnchen besetzt (Fig. 19). Die Ankerplatten haben eine Länge von 0,48 Mm. In ihrer Gestalt schliessen sie sich an diejenigen von *S. pseudodigitata Semper* und *S. similis Semper* an; doch sind die Löcher der Ankerplatten mit vereinzelt und unregelmässig stehenden Dornen versehen (Fig. 20). Ausserdem finden sich in der Haut sehr zahlreiche, hantelför-

mige Kalkkörperchen, sog. Hirseblättchen, von 0,025 Mm. Länge (Fig. 19).

Die Längsmuskelstreifen verschmälern sich von der Körpermitte nach dem Hinterende zu; im vorderen Körperabschnitte sind sie fast so breit wie die Intermuscularräume. Am Wassergefässringe sechs Poli'sche Blasen von 2-4 Mm. Länge. Im dorsalen Mesenterium festgelegt ein einziger, in einigen Windungen nach vorn verlaufenden, Steinkanal mit rundlichem Köpfchen. Rechts und links vom dorsalen Mesenterium ein kleines Bündel höchstens einmal getheilter kurzer Genitalschläuche, die an dem untersuchten Exemplar nicht in Function sind, da sich weder deutliche Samenfäden noch Eizellen in ihnen wahrnehmen lassen. Die Eingangsöffnungen zum Schlundsinus sind verhältnissmässig gross, sie nehmen die ganzen Zwischenräume zwischen den Tentakelkanälen ein.

Der Darm ist gewunden und die Windungen reichen bis in das vordere und hintere Körperende. An dem Mesenterium des ersten absteigenden Darmabschnittes kann ich keine Wimperorgane finden; auch an demjenigen des aufsteigenden Darmabschnittes finde ich nur sehr vereinzelte; zahlreich dagegen sitzen sie an der Basis des Mesenteriums des zweiten absteigenden Darmabschnittes; ein Uebertreten der Wimperorgane auf die Körperwand scheint nirgends stattzufinden.

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

Tafel III.

Fig. 1-15. *Chirodota rotifera.*

Fig. 1. Eines der aus der Leibeshöhle von *Chirodota rotifera* entnommenen Jungen; $^{45}/_{1}$.

Fig. 2. Vorderer Abschnitt eines Längsschnittes durch das junge Thier; $^{140}/_{1}$. In der linken Hälfte geht der Schnitt durch einen Tentakel, in der rechten liegt er zwischen zwei Tentakeln. *Ect.* das Ectoderm; *Mes.* das Mesoderm; *Mes'.* mesodermaler Raum rings um den Mund; *Ent.* das Entoderm; *Ent'.* der dem Darme anliegende Theil des peritonealen Entoderms; *L.* die Leibeshöhle; *D.* der Munddarm; *Ss.* der Schlundsinus der Leibeshöhle; *Ss'.* eine der Eingangsöffnungen zum Schlundsinus; *W.* der Wassergefässring; *Tc.* der Tentakelcanal; *T.* der Tentakel; *Kr.* der Kalkring; *N.* der Nervenring; *Nr.* der radiäre Nerv; *M.* der radiäre Längsmuskel.

Fig. 3. Schnitt durch Nervenring und radiären Nerv, etwas stärker vergrössert; man erkennt die Zusammensetzung der Nerven aus einer äusseren Zellenschicht und einer inneren Faserschicht. *N'.* die Zellenschicht; *N''.* die Faserschicht; *Kr.* u. *M.* wie in Fig. 2.

Fig. 4. Schema über die Anordnung der Tentakel des jungen Thieres, von der Mundseite gesehen. Mit *D.* ist die dorsale, mit *V.* die ventrale Mittellinie bezeichnet. *Md.* der Mund; *N.* der Nervenring; *Nr.* die radiären Nerven; *B.* Bläschenpaare an der Basis der radiären Nerven; *T.* die grossen, *T'.* die kleinen Tentakel.

Fig. 5, 6, 7. Drei Entwicklungsstadien der Kalkrädchen des jungen Thieres.

Fig. 8. Längsschnitt durch den Steinkanal des jungen Thieres; $^{200}/_{1}$. *St.* der Steinkanal; *St'.* das in der Körperwand gelegene blinde Ende des Steinkanales; *W.*, *Ect.*, *Mes.*, *Ent.* wie in Fig. 2.

Fig. 9. Steinkanal der erwachsenen *Chirodota rotifera*; $^{45}/_{1}$.

Fig. 10 u. Fig. 11. Zwei Ansichten eines Rädchens von *Chirodota rotifera.*

Fig. 12. Zwei stabförmige Kalkkörperchen aus der Haut.

Fig. 13. Kalkstäbchen aus der Wand der Zwitterdrüse.

Fig. 14. Die Zwitterdrüse; $^{4}/_{1}$.

Fig. 15. Zwei Ansichten eines Wimperorganes am Mesenterium.

Fig. 16-18. *Thyonidium parvum* n. sp.

Fig. 16. Ansicht eines der Kalkkörperchen der Haut von der Seite; $^{180}/_{1}$.

Fig. 17. Ansicht eines ebensolchen von unten; $^{180}/_{1}$.

Fig. 18. Ansicht eines ebensolchen von oben; $^{180}/_{1}$.

Fig. 19-21. *Synapta Benedeni* n. sp.

Fig. 19. Anker; daneben drei hantelförmige Hirseplättchen; $^{110}/_{1}$.

Fig. 20. Ankerplatte; $^{110}/_{1}$.

RECHERCHES

SUR

L'ORGANISATION DES ASCIDIES SIMPLES.

SUR L'HYPOPHYSE

ET

QUELQUES ORGANES QUI S'Y RATTACHENT, DANS LES GENRES

CORELLA, PHALLUSIA ET **ASCIDIA;**

PAR CHARLES JULIN,

Assistant du cours d'embryologie à l'Université de Liége.

Planches IV, V, VI et VII.

L'étude de l'organisation des Ascidies a été fort délaissée durant ces dernières années. S'il est vrai que depuis les mémorables recherches de Savigny, qui ont été faites à une époque où la connaissance des Invertébrés était à peine ébauchée, les Tuniciers ont été l'objet d'un certain nombre de travaux qui nous ont dévoilé les faits principaux de leur organisation, il n'est pas moins certain que leur fine anatomie a été à peine abordée. On n'a guère appliqué à l'analyse des Tuniciers les méthodes perfectionnées de la technique moderne. Les travaux de Hertwig, de Ussow et de Nassonoff n'ont pas embrassé l'ensemble de leur organisation et, dans ses recherches sur les Molgules, de Lacaze-Duthiers n'a guère essayé d'appliquer à l'étude des Ascidies simples les procédés histologiques.

Il y a d'autant plus lieu de s'étonner de l'abandon dont l'étude des Ascidies a été l'objet, que les remarquables travaux de Kowalevsky, qui démontraient les affinités entre les Tuniciers et les Vertébrés, réclamaient comme complément nécessaire une étude comparative approfondie entre l'anatomie des Ascidies et celle des Vertébrés inférieurs.

Les lacunes que présente encore la connaissance des Ascidies m'ont engagé à m'occuper de ce groupe si intéressant. Sur les conseils de mon maître, M. le professeur Édouard Van Beneden, je me suis appliqué, pendant un séjour de quelques semaines à Lerwig (Norwège), à étudier un organe sous-jacent au cerveau que Hancock a découvert et dont Ussow a démontré récemment la nature glandulaire.

J'y ai joint l'analyse de quelques organes peu connus encore que l'on rencontre dans son voisinage.

Si réellement les Tuniciers se rattachent à la souche des Vertébrés, il y a lieu de supposer, *à priori*, que l'on pourra trouver chez eux à l'état d'activité fonctionnelle des parties homologues à certains organes que l'on ne trouve qu'à l'état rudimentaire chez les Vertébrés adultes. L'un de ces organes est l'hypophyse.

Jusqu'à quel point la glande de Hancock est-elle comparable à l'hypophyse? Son organisation, sa structure, sa position, ses rapports permettent-ils ce rapprochement? Telle est la question que M. Van Beneden m'a engagé à élucider.

Mes recherches ont été faites sur quelques espèces que je pouvais me procurer assez facilement et en assez grande abondance, en draguant à des profondeurs de seize à vingt brasses. Je pouvais me procurer du matériel frais tous les jours et même plusieurs fois par jour. Les espèces que j'ai étudiées sont : *Corella parallelogramma, Ascidia scabra, Phallusia mentula* et *Ph. venosa.*

J'ai terminé cette étude au laboratoire d'embryologie et d'anatomie comparée de l'Université de Liége.

Une partie du matériel était étudiée sur le vivant; le reste fut conservé par l'une ou l'autre des méthodes suivantes. Les

Ascidies étaient tuées par une solution d'acide osmique à 1 pour 200, que je laissais agir pendant quelques minutes; puis, elles étaient lavées à l'eau et traitées ensuite successivement par de l'alcool à différents degrés de plus en plus concentrés : par exemple, pendant douze heures par de l'alcool à 40° G. L.; puis, douze heures par de l'alcool à 65° G. L.; puis enfin, placées dans de l'alcool absolu.

Une autre méthode consistait à les tuer par l'acide picrique de Kleinenberg; puis les traiter par les alcools successifs comme dans la méthode précédente. Enfin, une troisième méthode, que j'ai aussi employée, consiste à traiter les Ascidies tuées par l'acide osmique et lavées ensuite à l'eau, par l'acide picrique de Kleinenberg, puis par les alcools successifs comme dans les méthodes précédentes.

Ces trois méthodes m'ont donné d'excellents résultats et je les considère comme également bonnes au point de vue de la conservation des tissus.

CHAPITRE I.

DESCRIPTION ANATOMIQUE.

Avant d'aborder l'anatomie des différents organes dont l'étude fait l'objet de ce travail, il est indispensable, pour éviter toute confusion, de définir la position que je pense devoir attribuer aux Ascidies.

Les auteurs qui se sont occupés de l'étude de ces animaux leur ont donné des positions très diverses, ce qui dépend des opinions qu'ils se sont faites sur les affinités des Tuniciers. *Savigny* (1) et *Hancock* (2), qui rattachent les Ascidies aux Mollusques et particulièrement aux Lamellibranches, considèrent l'animal placé

(1) Savigny, *Mémoires sur les animaux sans vertèbres*, Paris 1816.

(2) Hancock, *On the Anatomy and Physiology of the Tunicata*, 1867. (The Journal of the Linnean Society Zoology. London. 1868, vol. IX.)

de telle sorte que l'orifice buccal étant dirigé en haut, l'orifice cloacal est dirigé en avant et l'endostyle en arrière.

Pour *Milne-Edwards* (1), l'orifice buccal est dirigé en haut, l'orifice du cloaque en arrière et l'endostyle en avant. *Kupffer* (2) semble aussi considérer l'Ascidie comme placée normalement dans cette même position.

Pour *de Lacaze-Duthiers* (3), qui rattache aussi les Tuniciers aux Lamellibranches, l'Ascidie doit occuper une tout autre position. Tandis que Savigny, Hancock, Milne-Edwards et Kupffer croient l'animal fixé par le bas, de Lacaze-Duthiers, au contraire, le considère comme fixé par le haut, de sorte que, pour lui, l'orifice buccal est dirigé en bas, l'orifice du cloaque en arrière et l'endostyle en avant. Enfin, les côtés droit et gauche de Savigny et de Hancock sont aussi les côtés droit et gauche de Lacaze-Duthiers, tandis qu'ils sont respectivement les côtés gauche et droit de Milne-Edwards et de Kupffer. De Lacaze-Duthiers a figuré de bons schémas représentant ces différentes positions de l'Ascidie (4).

Huxley (5) place l'Ascidie de telle sorte que l'orifice buccal se trouve dirigé en avant, l'orifice du cloaque en arrière et l'endostyle en haut.

Pour moi, qui pense avec *Fol* (6) et *Gegenbaur* (7) que, par l'ensemble de leur organisation, la position relative des différents appareils, principalement chez la larve, et surtout par leur développement embryonnaire, que le mémorable travail de *Kowalevsky* (8) notamment a si bien fait connaître dans ce qu'il

---

(1) Milne Edwards, *Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche*. Paris 1841.

(2) Kupffer, *Entw. d. einf. Ascidien.* (Archiv f. Mikr. Anat. VIII, Bd.)

(3) H. de Lacaze-Duthiers, *Les Ascidies simples des côtes de France.* (Arch. de Zool. exp. et gén., vol. III, Paris 1874.)

(4) *Loc. cit.*, pp. 148 et 149.

(5) Huxley, *A manual of the Anatomy of invertebrated Animals.* London 1877.

(6) H. Fol, *Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine.* Genève 1872.

(7) C. Gegenbaur, *Grundriss der vergleichenden Anatomie.* Leipzig 1878.

(8) Kowalevsky, *Entwick. d. einf. Ascidien.* (Mém. Acad. imp. de St-Pétersbourg, t. VII, sér. X.)

a de caractéristique, les Ascidies doivent être rattachées directement aux Vertébrés, je crois devoir rapporter l'Ascidie complète à la larve et lui considérer : une *face ventrale* sur la ligne médiane de laquelle se trouve l'endostyle ou *gouttière hypobranchiale;* une *face dorsale* comprise entre l'orifice buccal et celui du cloaque; un *orifice antérieur* ou *buccal* et un *orifice postérieur* ou *cloacal.*

Il était indispensable de définir nettement cette position à donner à l'Ascidie, afin de légitimer les différents termes dont je me servirai dans le cours de ce travail.

Si, après avoir pratiqué une incision le long de la gouttière hypobranchiale (1), on étale avec précaution une Ascidie, quelle que soit l'espèce, de façon à ce que la face interne de la cavité branchiale soit dirigée vers l'observateur, on constate :

I.

La portion de la cavité branchiale, caractérisée par l'existence des fentes branchiales, est nettement séparée de la région qui avoisine l'orifice buccal, par un contour circulaire, suivant lequel règne un bourrelet creusé en gouttière. Cette gouttière constitue le *sillon péricoronal* de Lacaze-Duthiers, et j'appelle *bourrelet péricoronal,* la saillie dans laquelle se trouve creusé le sillon.

Je propose de donner le nom de *région coronale* ou *région buccale* à cette partie de la cavité branchiale qui s'étend de l'orifice buccal jusqu'au sillon péricoronal. La région buccale a donc une forme circulaire : dans ce cercle se trouve inscrit le *cercle coronal* de Lacaze-Duthiers, suivant lequel sont insérés les tentacules.

Le long de la ligne médio-dorsale, à partir du sillon péricoronal, s'étend un repli, dépendance de la paroi de la cavité branchiale; ce repli fait saillie dans cette cavité et constitue le

(1) *Sillon dorsal* de Savigny; *Raphé antérieur* de Lacaze-Duthiers; *Endostyle* des auteurs.

raphé postérieur de Lacaze-Duthiers. Je l'appellerai *raphé dorsal*, en raison de la position différente que j'attribue à l'Ascidie. La partie antérieure de ce raphé présente une gouttière, à laquelle je propose de donner le nom de *gouttière épibranchiale*, pour des raisons que j'exposerai plus loin.

Près de l'extrémité antérieure du raphé dorsal, se trouve l'organe, que la plupart des auteurs ont considéré comme un organe olfactif et qui dépend exclusivement de la région buccale : c'est le *tubercule antérieur* de Savigny ou *organe vibratile* des auteurs.

La cavité péribranchiale se constitue de deux moitiés symétriques communiquant l'une avec l'autre par une portion médiane qui porte le nom de *cloaque*. Cette cavité se trouve placée entre la paroi du corps et la paroi du sac branchial, et s'étend : en avant, jusqu'au sillon péricoronal; en bas, jusqu'à la gouttière hypobranchiale. Du côté de la face dorsale, il y a lieu de distinguer : tout à fait en avant, les deux moitiés de la cavité péribranchiale ne communiquent pas l'une avec l'autre : elles sont séparées par cette partie antérieure du raphé dorsal, où règne la gouttière épibranchiale, et par les organes que nous trouvons sur la ligne médiane, dans la portion antérieure de cette région, à laquelle de Lacaze-Duthiers a donné le nom de *région interosculaire*. Au niveau de la partie postérieure du raphé dorsal, de même qu'au niveau du cloaque, les deux moitiés de la cavité péribranchiale communiquent l'une avec l'autre. Enfin, en arrière du cloaque, elles s'étendent jusqu'aux parois latérales de l'intestin qui les sépare de nouveau.

La paroi du corps est donc unie au sac branchial, suivant le sillon péricoronal, la gouttière hypobranchiale, la portion antérieure de la région interosculaire et suivant l'intestin.

II. — BOURRELET PÉRICORONAL ET SILLON PÉRICORONAL.

La manière dont le sillon péricoronal se termine du côté de la gouttière hypobranchiale, d'une part, et du côté du raphé dorsal, de l'autre, est encore très imparfaitement connue.

Il y a lieu de distinguer, au bourrelet péricoronal, deux parties séparées l'une de l'autre par le sillon péricoronal. Ces deux parties forment : l'une la *lèvre interne*, l'autre la *lèvre externe* de ce sillon. Nous examinerons successivement comment se comporte chacune des deux lèvres, puis le sillon lui-même.

La lèvre interne constitue un repli membraneux, qui n'est nullement interrompu, ni du côté de la gouttière hypobranchiale ni du côté du raphé dorsal, de sorte qu'il forme une saillie circulaire complète. Au niveau de la gouttière hypobranchiale, il s'applique sur le cul-de-sac antérieur de cette gouttière, en s'unissant intimement à la paroi de ce cul-de-sac. Au niveau du raphé dorsal, il se continue soit immédiatement, soit médiatement, en avant avec la surface de l'organe vibratile.

La lèvre externe du sillon péricoronal se comporte tout différemment. Sur les côtés, elle constitue, comme la lèvre interne, un repli membraneux. Au niveau du cul-de-sac antérieur de la gouttière hypobranchiale, il devient beaucoup moins élevé et se continue directement avec les bourrelets marginaux de cette gouttière. Près du cul-de-sac, les deux lèvres se confondent et le sillon qu'elles délimitent vient se perdre insensiblement, sans se continuer avec la gouttière hypobranchiale (pl. V, fig. 4). Au niveau du raphé dorsal, la lèvre externe de la gouttière péricoronale devient de moins en moins élevée et vient mourir, en même temps que le sillon qu'elle délimite en dehors, sur les faces latérales du raphé, soit directement (pl. IV, fig. 2), soit après s'être unie à la lèvre interne (pl. IV, fig. 1 et 3).

De cette disposition des lèvres de la gouttière péricoronale, il résulte que le sillon péricoronal se compose, en réalité, de deux gouttières, une de droite et l'autre de gauche, ces deux gouttières venant mourir insensiblement, d'une part au niveau du cul-de-sac antérieur de la gouttière hypobranchiale, d'autre part au niveau du raphé dorsal.

III. — RAPHÉ DORSAL ET GOUTTIÈRE ÉPIBRANCHIALE.

Le raphé dorsal présente à considérer deux parties bien distinctes : l'une antérieure, l'autre postérieure. La *partie antérieure* seule mérite, à proprement parler, de porter ce nom : en effet, ce n'est que dans l'étendue de cette portion que nous trouvons un vrai raphé séparant les deux moitiés de la cavité péribranchiale. Cette partie du raphé dorsal constitue un bourrelet intimement uni supérieurement à la paroi du corps, suivant une surface assez large en avant et qui va en se rétrécissant au fur et à mesure que l'on s'écarte de l'ouverture buccale. Ce bourrelet présente, dans toute son étendue, une gouttière longitudinale très nettement dessinée. Cette gouttière, que Hancock (1) a signalée pour la première fois, sans lui donner de nom spécial, se termine en cul-de-sac en avant et en arrière, et est tapissée par un épithélium vibratile notablement épaissi.

On trouve toujours un peu de mucus dans cette gouttière, de même que dans les gouttières péricoronales.

Comme on le voit, la gouttière épibranchiale, quoique moins apparente et moins développée en longueur, présente des caractères analogues à ceux de la gouttière hypobranchiale : elle se comporte, en outre, de la même manière que cette dernière vis-à-vis du sillon péricoronal. C'est pourquoi je propose de la désigner sous le nom de *gouttière épibranchiale.*

Quant à la *partie postérieure* du raphé dorsal, elle est moins proéminente que la partie antérieure et consiste en un repli membraneux, qui n'est autre chose qu'un repli méridien du sac branchial considérablement développé. Ce repli, tantôt, est continu; tantôt, au contraire, il est discontinu et décomposé en languettes.

---

(1) *Loc. cit.*

IV. — TUBERCULE HYPOPHYSAIRE.

Il existe sur la ligne médio-dorsale, en avant de la lèvre interne de la gouttière péricoronale, un organe particulier que Savigny (1) a signalé pour la première fois et auquel il a donné le nom de *tubercule antérieur*, par opposition au cul-de-sac antérieur de la gouttière hypobranchiale et qu'il appelle *tubercule postérieur*. Depuis Savigny, tous les auteurs qui se sont occupés de l'organisation des Tuniciers en ont signalé la présence et lui ont attribué une fonction olfactive: c'est cet organe que l'on appelle *organe vibratile*.

Mais si tous les auteurs sont d'accord sur la fonction de cet organe, ils ne paraissent pas tous en avoir exactement compris la forme. Savigny avait parfaitement reconnu que ce n'est autre chose qu'un tubercule, faisant saillie dans la cavité branchiale, au niveau de la région buccale.

J'accepterais très volontiers le nom de tubercule antérieur, de préférence à celui d'organe vibratile que lui donnent ordinairement les auteurs modernes, n'était que le qualificatif « antérieur » ne lui est pas applicable. Je montrerai plus loin que cet organe n'est que l'embouchure assez compliquée d'une glande sous-jacente au cerveau et que je considère comme homologue à l'hypophyse des Vertébrés. Pour ce motif, je propose de désigner l'organe sous le nom de *tubercule hypophysaire*.

Ce tubercule présente à son intérieur une *cavité infundibuliforme*, à base antérieure et à sommet postérieur, aplatie de haut en bas et s'ouvrant à la surface du tubercule par un orifice, dont la forme varie quelque peu d'une espèce à l'autre. Cette forme est cependant caractéristique pour chaque espèce; c'est ainsi que Savigny, et après lui Hancock et de Lacaze-Duthiers (2) s'en sont servis pour la diagnose spécifique.

---

(1) *Loc. cit.*

(2) *Arch. de zool. exp. et gén.*, t. VI.

On peut dire d'une façon générale que la forme de cet orifice est celle d'une fente transversale, dont les extrémités sont recourbées en avant, de manière à représenter un croissant; chez quelques espèces, ces extrémités sont enroulées en volute. La cavité infundibuliforme est tapissée par un épithélium épais qui se continue en avant, selon les lèvres de la fente, avec l'épithélium superficiel du tubercule hypophysaire; en arrière, il se continue avec l'épithélium du canal excréteur d'une glande, dont je vais parler.

V. — GLANDE HYPOPHYSAIRE.

Entre les deux ouvertures buccale et cloacale, dans cette zône que de Lacaze-Duthiers appelle interosculaire, et situés sur la ligne médiane, dans l'épaisseur de la paroi du corps, se trouvent deux organes placés toujours dans les mêmes rapports l'un avec l'autre, mais dont la situation, par rapport aux deux orifices, varie quelque peu d'une espèce à l'autre. L'un de ces organes est le *ganglion nerveux;* l'autre une masse glandulaire, que Hancock (1) a signalée pour la première fois et dont *Ussow* (2) le premier a démontré la nature glandulaire, il l'a appelée : *glande olfactive,* nom que lui a conservé *Nassonoff* (3). En considération de la situation, des rapports, de la texture et de l'origine probable de cet organe, je crois qu'on doit le considérer comme homologue à la portion glandulaire de l'hypophyse des Vertébrés et je propose en conséquence de l'appeler *glande hypophysaire.*

La situation du ganglion nerveux varie quelque peu d'une espèce à l'autre : tantôt il s'étend jusqu'au sillon péricoronal,

---

(1) *Loc. cit.*

(2) Ussow, *Contribution à la connaissance de l'organisation des Tuniciers*, (Communicat. de la Soc. impér. des amat. de sc. nat., d'Anthrop. et d'Ethnog., t. XVIII, fasc. 2). Moscou 1876. (Écrit en russe).

(3) Nassonoff, *Anatomie des Ascidies. Molgula et Circinalium.* (En russe.)

tantôt un peu plus en arrière, tantôt enfin il est plus rapproché de l'orifice du cloaque que de l'orifice buccal. Mais, quelle que soit la situation du ganglion, la masse glandulaire est toujours placée à la face inférieure de cet organe. Cette masse glandulaire est mise en continuité avec le tubercule hypophysaire par un canal excréteur étroit, dont la longueur varie considérablement d'une espèce à l'autre. Chez les espèces où les orifices buccal et cloacal sont à une grande distance l'un de l'autre, le système nerveux et la glande hypophysaire peuvent se trouver à une grande distance du tubercule hypophysaire, auquel cas le canal excréteur est très long et peut être vu à la loupe.

VI. — SYSTÈME NERVEUX.

Le ganglion nerveux se présente sous forme d'une bandelette cylindroïde, allongée dans le sens antéro-postérieur et aplatie de haut en bas. Ses dimensions ne croissent pas en raison de l'augmentation de la taille des différentes espèces; c'est à peine s'il est plus volumineux chez les espèces de grande taille que chez celles dont la taille est beaucoup plus réduite.

Je n'ai constaté la présence de nerf périphérique latéral que sur une seule espèce : *Ph. mentula.*

Mais toutes les espèces que j'ai examinées présentent des nerfs périphériques antérieurs et postérieurs. Les troncs d'origine, émanant tant de l'extrémité antérieure que de l'extrémité postérieure du ganglion, sont toujours au nombre de deux. Les troncs postérieurs se divisent fréquemment, tout près de leur origine, en plusieurs branches nerveuses, dont le nombre est variable, tant chez des espèces différentes que chez la même espèce. Mais, pour ce qui concerne les deux troncs antérieurs, ils restent presque toujours indivis et vont innerver la région buccale; dans quelques cas cependant, j'ai constaté la présence entre ces deux troncs, et provenant de la division de l'un d'entre eux, d'un mince filet nerveux, que j'ai pu suivre jusque dans la paroi de la région buccale. Dans aucun cas, je n'ai

constaté le moindre rameau nerveux se rendant au tubercule hypophysaire. Les nombreuses coupes longitudinales et transversales que j'ai faites me permettent d'affirmer qu'*il n'existe pas de filet nerveux, se rendant au tubercule hypophysaire.* En revanche, on voit presque toujours par transparence ou sur les coupes, l'un ou l'autre ou même parfois les deux troncs antérieurs, longeant la paroi supérieure du tubercule, au dessus de la portion anhyste de la charpente de cet organe.

Telle est la disposition générale des différents organes des Ascidies, dont l'étude fait l'objet du présent travail. J'entrerai maintenant dans une description plus détaillée des particularités qu'ils présentent chez les différentes espèces soumises à mon examen.

1. — CORELLA PARALLELOGRAMMA.

(Pl. IV, fig. 1.)

Chez cette espèce, les *deux orifices buccal* et *cloacal* sont très rapprochés l'un de l'autre. Ils sont garnis de petites *lèvres* de forme triangulaire, en continuité par leur base avec la paroi de la région buccale et libres dans tout le reste de leur étendue, c'est-à-dire selon les deux autres côtés et le sommet du triangle. Ces lèvres sont au nombre de six à l'orifice cloacal et huit à l'orifice buccal; elles sont disposées de telle sorte que le plan médian du corps passe entre les bases d'insertion des deux lèvres voisines, de façon qu'il existe de chaque côté de ce plan quatre lèvres à l'orifice buccal et trois à l'orifice cloacal. Quand elles se rapprochent, elles ferment à peu près complètement l'orifice qu'elles circonscrivent.

La *région buccale* présente une largeur à peu près égale au tiers de la *région interosculaire.*

Autour de l'orifice du cloaque se trouve une zone semblable à la région buccale, dans les limites de laquelle sont disposés les muscles circulaires entourant l'orifice cloacal. La limite externe de cette zone est nettement indiquée par la présence du muscle

circulaire le plus externe. Cette région n'est pas aussi large que la région buccale.

Dans la région buccale, et à peu près à égale distance du bourrelet péricoronal et de l'orifice buccal, se trouve disposé concentriquement à ces organes le *cercle coronal,* suivant lequel sont insérés les tentacules dont le nombre est variable, mais généralement assez considérable. Tous ces tentacules sont simples et n'ont pas tous la même longueur : les uns sont courts, les autres beaucoup plus longs ; ils ne présentent aucune disposition régulière.

Le *bourrelet péricoronal* fait saillie dans la région buccale, à la limite entre celle-ci et la cavité branchiale. Ce bourrelet circulaire présente de chaque côté de la ligne médiane du corps une gouttière ou sillon demi-circulaire, constituant le *sillon péricoronal.* Pour la façon dont se comportent les lèvres de ces sillons, je renvoie à ce que j'en ai dit dans ma partie générale (1).

Ces lèvres ne sont pas déchiquetées sur leurs bords chez l'espèce qui nous occupe. Parfois chez certains individus, la région buccale ainsi que le bourrelet péricoronal présentent une quantité considérable de petites taches pigmentées jaunâtres.

Les *fentes branchiales* ont la forme d'une volute plusieurs fois enroulée sur elle-même : les plus antérieures n'arrivent pas jusqu'au bourrelet péricoronal, mais un peu en dehors de la lèvre externe du sillon, de sorte que, entre la circonférence formée par la limite antérieure des fentes branchiales les plus antérieures et le bourrelet péricoronal, il existe une bande étroite, circulaire, dans l'étendue de laquelle ne se trouvent pas de fentes branchiales et suivant laquelle le sac branchial est soudé au manteau. C'est suivant le pourtour externe de cette bande que s'insère le sac branchial.

Le *raphé dorsal* présente à considérer deux parties bien distinctes. La partie antérieure, relativement peu étendue, n'occupe qu'environ le quart de la distance comprise entre le bourrelet péricoronal et la limite externe de la zone circulaire entourant

(1) Page 65.

l'orifice cloacal. Cette partie du raphé dorsal constitue une saillie volumineuse très large en avant, au niveau du bourrelet péricoronal, et qui va en se rétrécissant progressivement de son extrémité antérieure vers son extrémité postérieure où elle atteint son minimum de largeur. Cette extrémité postérieure du raphé est libre sur une très petite étendue. Le raphé dorsal constitue en réalité un bourrelet qui est soudé au manteau suivant une espèce de pédicule large en avant et qui va en se rétrécissant d'avant en arrière.

Dans la majeure partie de son étendue, le raphé dorsal présente une gouttière, très largement ouverte en avant et très étroite au contraire en arrière, où elle est en même temps plus profonde. Cette gouttière, que j'ai appelée *gouttière épibranchiale,* est terminée en cul-de-sac à ses deux extrémités : le cul-de-sac antérieur est moins net et moins profond que le cul-de-sac postérieur : ce dernier constitue la partie libre du raphé, que j'ai signalée plus haut. De plus, dans sa partie antérieure élargie, on constate chez une foule d'individus, en observant avec l'objectif 4 de Hartnack, par exemple, que le fond de la gouttière épibranchiale présente une espèce de rayure longitudinale, ce qui dépend très probablement de la disposition régulière des éléments cellulaires dans cette partie de la gouttière. Enfin, la gouttière épibranchiale ne s'étend pas jusqu'au bourrelet péricoronal, mais à une petite distance de ce dernier, de sorte que à l'extrémité antérieure du raphé dorsal, il y a un petit espace suivant lequel la gouttière épibranchiale n'existe pas.

De cette disposition des gouttières hypobranchiale péricoronale et épibranchiale, il résulte que ces différentes gouttières ne communiquent pas directement l'une avec l'autre, en ce sens qu'elles ne se continuent pas directement l'une dans l'autre.

La partie postérieure du raphé dorsal est représentée par une série de languettes constituant des saillies filamenteuses très nombreuses disposées en une rangée. Ces languettes sont des dépendances du sac branchial et flottent librement dans la cavité branchiale. Elles sont situées sur la ligne médiane dorsale.

Le sac branchial qui, ainsi que nous l'avons vu, est soudé au manteau suivant certaines lignes déterminées, notamment le long du bourrelet péricoronal et un peu en dehors de lui, selon la gouttière hypobranchiale, et selon la partie antérieure du raphé dorsal, est, dans tout le reste de son étendue, réuni à la paroi interne du manteau par des filaments tantôt grêles, tantôt assez volumineux, auxquels Huxley donne le nom de *trabécules vasculaires* (1). Ces filaments qui traversent aussi la cavité péribranchiale sont généralement assez disséminés. Cependant, ils sont très nombreux et peu espacés sur la ligne médio-dorsale et il est notamment une partie de cette ligne médiane où ils sont plus nombreux encore et pour ainsi dire serrés les uns contre les autres. Cette partie de la ligne médio-dorsale est comprise entre l'extrémité postérieure de la partie antérieure du raphé dorsal et un point de la région interosculaire, assez rapproché de l'orifice du cloaque. Ce point est nettement déterminé, parce qu'il est caractérisé, chez *Cor. parallelogramma,* par l'entrecroisement d'une foule de petits muscles, qui constituent là comme une sorte de chiasma musculaire. Cette disposition est tout à fait caractéristique de cette espèce.

Le *tubercule hypophysaire*, situé sur la ligne médio-dorsale, dans la région buccale, et en avant du bourrelet péricoronal ainsi que de l'extrémité antérieure du raphé dorsal, fait saillie dans cette région. Sa surface est lisse et présente des taches pigmentées jaunes chez les individus qui présentent ces mêmes taches dans la région buccale et dans le bourrelet péricoronal. *L'orifice de la cavité infundibuliforme* a la forme d'un croissant dont les angles seraient fortement émoussés. Cet orifice est relativement assez large. On distingue nettement le contour de la cavité en entonnoir, grâce à l'aspect sombre que présente la paroi de cette cavité; mais on ne peut distinguer le *canal excréteur de la glande hypophysaire* qu'à son origine; il est impossible de voir sa terminaison ni son trajet, ce qui dépend de ce qu'il est court et

(1) *Loc. cit*, p. 605.

complètement caché par la partie antérieure élargie du raphé dorsal.

La *glande hypophysaire* et le *ganglion nerveux* placé au dessus d'elle sont très nettement visibles et faciles à distinguer. Ils sont situés sur la ligne médio-dorsale, dans l'épaisseur de la paroi du corps; leur extrémité antérieure aboutit immédiatement en arrière du bourrelet péricoronal. La glande hypophysaire s'étend aussi loin en arrière que le ganglion nerveux. Tous deux occupent un peu plus du tiers de la longueur de la région interosculaire; ces deux organes sont donc plus étendus que la partie antérieure du raphé dorsal. Il en résulte que, chez cette espèce, la cavité péribranchiale s'étend au-dessous de la partie postérieure de la glande hypophysaire et du ganglion nerveux.

Le ganglion a une forme cylindroïde, allongée dans le sens antéro-postérieur. Vers le milieu de sa longueur, il présente un léger étranglement.

De son extrémité antérieure partent deux troncs nerveux, qui, après avoir passé au-dessus du tubercule hypophysaire, se divisent en rameaux de plus en plus tenus qui vont innerver la région buccale. Très fréquemment, sans cependant que cela soit constant, l'un des troncs émet tout près de son origine une mince branche qui, elle aussi, passe au-dessus du tubercule hypophysaire et va finir à la région buccale. Jamais il n'est permis de voir de rameau nerveux, si mince qu'il soit, se rendant à ce tubercule.

La *cavité péribranchiale* s'étend donc chez *Cor. parallelogramma*: en avant, jusque près du bourrelet péricoronal; en bas, jusqu'au bourrelet marginal de la gouttière hypobranchiale. Du côté de la face dorsale, il y a lieu de distinguer : dans toute la région où règne le raphé dorsal proprement dit, c'est-à-dire la partie antérieure de ce raphé, les deux moitiés de la cavité péribranchiale ne communiquent pas l'une avec l'autre et sont séparées par lui; plus en arrière, elles communiquent entre elles au-dessous de la partie postérieure de la glande hypophysaire et du ganglion nerveux, ainsi qu'au niveau du cloaque; enfin, en

arrière du cloaque, elles sont de nouveau séparées par l'intestin, auquel s'insèrent le sac branchial d'une part et le sac péribranchial d'autre part. La cavité péribranchiale est donc en réalité formée de deux cavités communiquant entre elles au niveau du cloaque et un peu en avant de ce dernier.

2. — ASCIDIA SCABRA.

(Pl. IV, fig. 2.)

La *région interosculaire* est un peu plus développée chez cette espèce que chez *Cor. parallelogramma* : les deux orifices buccal et cloacal sont donc un peu plus distants l'un de l'autre. L'*orifice buccal* est entouré de huit lèvres; l'*orifice cloacal* n'en présente que six, de même que chez *Cor. parallelogramma.* Ces lèvres ont d'ailleurs les mêmes caractères que chez cette dernière et sont disposées de la même manière par rapport au plan médian du corps.

La *région buccale* est aussi étendue que chez *Cor. parallelogramma*; mais vu la longueur plus considérable de la région interosculaire chez l'espèce qui nous occupe, il en résulte naturellement qu'elle ne présente qu'une largeur égale à environ le quart de la région interosculaire.

La *zone circulaire* qui entoure l'orifice du cloaque et dans les limites de laquelle se trouvent les muscles annulaires, est aussi étendue que la région buccale, contrairement à ce qui existe chez *Cor. parallelogramma.*

Le *cercle coronal,* situé à égale distance de l'orifice buccal et du bourrelet péricoronal, présente un nombre de tentacules notablement plus restreint que chez *Cor. parallelogramma.* Tous ces tentacules sont simples, renferment souvent une quantité de petites tâches pigmentées noires et sont enroulés à leur extrémité libre.

Les deux lèvres du *bourrelet péricoronal* ne sont nullement déchiquetées sur leur bord, mais la façon dont elles se comportent par rapport au cul-de-sac antérieur de la gouttière hypobranchiale, d'une part, et par rapport au raphé dorsal, d'autre

part, est un peu différente de ce qui existe chez *Cor. parallelogramma.*

Du côté du cul-de-sac antérieur de la gouttière hypobranchiale, la lèvre interne du bourrelet péricoronal se réunit à la lèvre externe en un point plus éloigné de la ligne médiane, de sorte que, du côté ventral, les deux gouttières péricoronales demi-circulaires sont moins étendues que chez *Cor. parallelogramma*, et leur extrémité ventrale se trouve par conséquent à une plus grande distance de la gouttière hypobranchiale. La membrane provenant de la réunion des deux lèvres se comporte ensuite par rapport au cul-de-sac antérieur de la gouttière hypobranchiale identiquement de la même façon que chez *Cor. parallelogramma.*

Mais du côté du raphé dorsal les différences sont plus marquées. La lèvre interne est continue et constitue, comme chez l'espèce précédente, un repli membraneux qui fait saillie dans la cavité buccale. La lèvre externe ne se réunit pas à la lèvre interne; mais au fur et à mesure qu'elle se rapproche de la ligne médio-dorsale, elle devient de moins en moins élevée et se perd insensiblement, tout près de la ligne médiane, directement dans la partie antérieure du raphé dorsal.

La gouttière péricoronale vient donc mourir insensiblement tout près de la ligne médiane; mais encore ici, tout comme chez *Cor. parallelogramma*, il existe, non pas une seule gouttière péricoronale, mais deux; car les extrémités dorsales de ces deux gouttières demi-circulaires ne se continuent pas l'une dans l'autre, l'épithélium vibratile qui en tapisse les lèvres s'arrêtant à une certaine distance de la ligne médiane, pour se continuer insensiblement avec l'épithélium qui recouvre la surface du raphé dorsal.

La différence essentielle qui existe donc ici entre *Cor. parallelogramma* et *Asc. scabra*, c'est que tandis que, chez la première, la lèvre externe du bourrelet péricoronal s'unit au préalable à la lèvre interne, les deux réunies venant se continuer avec le raphé dorsal, chez la seconde au contraire, elle s'unit directement au raphé dorsal comme le fait la lèvre interne.

Les *fentes branchiales* sont rectilignes, très allongées dans le sens antéro-postérieur, leurs lèvres étant parallèles entre elles. De même que chez *Cor. parallelogramma* les plus antérieures n'arrivent pas jusqu'au bourrelet péricoronal, mais un peu en dehors de la lèvre externe du sillon. Il existe donc ici aussi, entre la circonférence formée par la limite antérieure des fentes branchiales et le bourrelet péricoronal, une bande étroite circulaire dans l'étendue de laquelle ne se trouvent pas de fentes branchiales et suivant laquelle le sac branchial est soudé au manteau.

La *partie antérieure du raphé dorsal* est très développée chez cette espèce ; elle s'étend sur la ligne médiane dorsale depuis le bourrelet péricoronal jusqu'à l'union des deux tiers antérieurs avec le tiers postérieur de cette zone comprise entre la limite externe de la région buccale et la limite externe de la zone circulaire, dont j'ai déjà parlé, et qui entoure l'orifice cloacal. Elle est donc beaucoup plus développée que chez *Cor. parallelogramma* ; mais elle est moins large surtout à son extrémité antérieure ; elle présente dans toute son étendue une *gouttière épibranchiale*, profonde et étroite terminée en cul-de-sac à ses deux extrémités, le cul-de-sac antérieur étant moins développé que le postérieur.

Cette gouttière s'étend très loin en avant et elle arrive jusque sur la face latérale gauche du tubercule hypophysaire. La gouttière péricoronale gauche contourne son extrémité antérieure ainsi que le montre la figure 2, planche IV. Il en résulte que la partie tout à fait antérieure du raphé dorsal, celle dans l'étendue de laquelle la gouttière épibranchiale n'existe pas, est chez cette espèce extrêmement réduite, cette dernière gouttière atteignant par son extrémité antérieure la gouttière péricoronale. L'extrémité postérieure de la gouttière épibranchiale n'est pas libre dans la cavité branchiale, ainsi que cela existe chez *Cor. parallelogramma* ; mais elle se continue directement avec la portion postérieure du raphé dorsal. Celle-ci consiste ici en un repli membraneux unique, qui n'est qu'une dépendance du sac branchial et que l'on peut considérer comme un des replis méridiens

de ce sac, lequel aurait pris un développement plus considérable. On voit en effet que, de même que cela existe pour tous les autres replis méridiens, cette partie du raphé dorsal donne insertion à une foule de petites bandelettes transversales, tout à fait semblables à celles qui s'insèrent aux replis méridiens voisins.

Je ferai remarquer encore une fois ici que de même que chez *Cor. parallelogramma,* et nous verrons qu'il en est de même aussi chez *Ph. venosa* et *Ph. mentula,* les gouttières hypobranchiale péricoronale et épibranchiale ne communiquent pas direc tement l'une avec l'autre.

Les *trabécules vasculaires* sont surtout très nombreux sur la ligne médiane dorsale depuis l'extrémité postérieure de la gouttière épibranchiale jusqu'au niveau du cloaque. Ici, cette limite du cloaque n'est pas donnée comme chez *Cor. parallelogramma* par un entrecroisement de muscles; cette limite, qu'aucune sition particulière des éléments n'indique, se trouve à peu de dispodistance du dernier muscle annulaire du cloaque.

Le *tubercule hypophysaire* est lisse à la surface et présente la même situation que chez *Cor. parallelogramma,* situation qui d'ailleurs est la même chez toutes les Ascidies.

L'*orifice de la cavité infundibuliforme* a la forme d'un croissant dont les deux extrémités, complètement émoussées, seraient contournées en volutes de façon à être dirigées en arrière.

La lèvre la plus postérieure de l'orifice constitue une ligne parfaitement régulière, tandis qu'au contraire l'autre lèvre est plissée et ondulée, ce qui donne à cet orifice un aspect irrégulier.

Il n'est pas possible de distinguer chez cette espèce ni la forme en entonnoir de la cavité, ni le canal excréteur de la glande hypophysaire, ce qui dépend de ce que le tubercule hypophysaire se présente complètement de face, et non de profil, comme cela existe chez *Cor. parallelogramma.*

La *glande hypophysaire* et le *ganglion nerveux* sont placés immédiatement en arrière du bourrelet péricoronal, au-dessus du raphé dorsal. La glande, très développée, apparaît comme con-

stituée d'un nombre considérable de petits lobules, ce qui lui donne un aspect fortement granuleux tout particulier. Ses bords irréguliers dépassent de toutes parts le bord du ganglion nerveux, de sorte que quand on examine l'Ascidie ouverte par la cavité branchiale, on ne peut distinguer le ganglion nerveux que la masse glandulaire cache complètement. Le ganglion nerveux affecte ici la même forme que chez *Cor. parallelogramma* et il émet des troncs nerveux identiques en nombre et comme disposition. Le ganglion nerveux et la glande sous-jacente occupent environ le $^1/_3$ de l'étendue de la région interosculaire.

Il en résulte que, dans toute leur longueur, ces deux organes sont situés au-dessus du raphé dorsal. Les rapports de la *cavité péribranchiale* chez *Asc. scabra* sont donc quelque peu différents de ceux qui existent chez *Cor. parallelogramma*, en ce sens que, du côté du dos, sur la ligne médiane, cette cavité ne s'étend jamais au-dessous du ganglion nerveux et de la glande hypophysaire, contrairement à ce qui existe chez *Cor. parallelogramma.*

3. — PHALLUSIA MENTULA.

(Pl V, fig. 1, 2, 3 et 4.)

L'exemplaire qui m'a servi pour cette description mesurait 8 centimètres de longueur; j'entends par là qu'il mesurait 8 centimètres de l'orifice buccal à son point de fixation.

La *région interosculaire* est ici relativement développée : les deux orifices buccal et cloacal étant distants l'un de l'autre de 4 centimètres.

L'*orifice buccal* est entouré de six lèvres, très allongées, ayant une forme triangulaire; elles sont pigmentées en jaune-orangé, principalement vers le sommet libre du triangle.

L'*orifice cloacal* est aussi limité par six lèvres, mais dont la forme est toute différente : elles sont quadrilatères, très peu élevées, leur largeur étant plus considérable que leur hauteur; elles constituent de petites membranes pigmentées aussi en jaune-orangé; leur bord libre est à peine moins large que leur base d'insertion. Les lèvres buccales, de même que les lèvres cloa-

cales, quand elles se rapprochent, ferment à peu près l'orifice qu'elles circonscrivent. Le plan médian du corps les répartit de telle sorte que trois sont situées à droite et trois à gauche.

La *région buccale* est relativement peu étendue; elle ne présente pas plus de 4 millimètres de largeur. La *zone circulaire* qui entoure l'orifice du cloaque est plus étroite encore: elle ne dépasse pas 3 millimètres de largeur.

Le *cercle coronal* est plus rapproché du bourrelet péricoronal que de l'orifice buccal. On y compte un assez grand nombre de tentacules effilés à leur extrémité libre, les uns très longs, les autres, au contraire, très courts.

La lèvre externe du *bourrelet péricoronal* est irrégulière, déchiquetée sur son bord, tandis que la lèvre interne est très régulière et ne présente pas ces inégalités. La façon dont se comportent les *gouttières péricoronales*, par rapport au cul-de-sac antérieur de la gouttière hypobranchiale et par rapport au raphé dorsal, est identique à celle dont se comportent ces organes chez *Cor. parallelogramma.*

Toute la zone comprise entre le cercle coronal et le bourrelet péricoronal, toute la surface du tubercule hypophysaire, ainsi que la lèvre interne des gouttières péricoronales, sont pigmentées en jaune et présentent, de plus, une quantité de petites papilles qui font saillie dans la cavité buccale.

Les fentes branchiales ont la même forme que chez *Ascidia scabra* et les plus antérieures arrivent aussi, comme chez les espèces précédentes, un peu en dehors de la lèvre externe du bourrelet péricoronal.

La *partie antérieure du raphé dorsal* est longue de 6 millimètres et présente une *gouttière épibranchiale* étroite et profonde, terminée en cul-de-sac à ses deux extrémités. De même que chez *Cor. parallelogramma*, l'extrémité antérieure de cette gouttière reste un peu en retrait sur la lèvre externe du bourrelet péricoronal; son extrémité postérieure se continue avec un repli membraneux complet, constituant la partie postérieure du raphé, tout comme cela existe chez *Ascidia scabra.* Ce repli a la même signification que celui que présente cette dernière espèce.

Les *trabécules vasculaires* se comportent ici comme chez *Ascidia scabra* et la limite du cloaque est indiquée de la même manière que chez cette espèce.

Le *tubercule hypophysaire* fait assez fortement saillie dans la cavité buccale.

L'*orifice de la cavité infundibuliforme* est très régulier et présente tout à fait la forme d'un fer à cheval dont les extrémités seraient très légèrement recourbées en dehors. Ses lèvres sont régulières et ne présentent aucune plicature, aucune ondulation; elles sont très rapprochées l'une de l'autre et constituent ainsi une fente très étroite. On peut distinguer très nettement la forme en entonnoir de la cavité dont les parois se montrent très clairement, et le *canal excréteur* de la glande hypophysaire peut être suivi sur une longueur de 2 centimètres environ. Le *ganglion nerveux* et la *glande hypophysaire* sous-jacente sont, en effet, situés dans la région interosculaire, de telle sorte que leur extrémité postérieure arrive à l'union des deux tiers antérieurs avec le tiers postérieur de cette région. Ces deux organes, nettement distincts l'un de l'autre, ont une longueur de 2 $^1/_2$ millimètres.

Quant à la forme du ganglion, elle est la même que chez les espèces précédentes; mais la disposition des branches nerveuses qui en émanent est particulière. Tandis que chez *Cor. parallelogramma*, *Asc. scabra* et *Ph. venosa*, je n'ai jamais constaté la présence de nerfs périphériques latéraux; au contraire, chez *Ph. mentula*, il en existe une paire. Ces nerfs latéraux sont situés l'un à droite et l'autre à gauche du ganglion nerveux, dans le voisinage de son extrémité postérieure. En outre, un nerf émane de la face inférieure du ganglion, presque au même niveau que les deux précédents. Ce nerf prend son origine par deux racines qui, après avoir entouré étroitement le canal excréteur de la glande hypophysaire, se réunissent pour constituer un tronc unique, de telle sorte qu'à la coupe transversale le canal semble traverser le ganglion nerveux (fig. 5, pl. VII).

Les rapports de la *cavité péribranchiale* sont donc encore différents chez *Ph. mentula*. Du côté de la ligne médiane dorsale, cette cavité est étendue non-seulement au-dessous du

ganglion nerveux et de la glande hypophysaire, mais encore en avant de ces organes sur une étendue de 14 millimètres environ.

4. — PHALLUSIA VENOSA.

(Pl. IV, fig. 3.)

Le spécimen dont je vais faire la description mesurait 8 1/2 centimètres de longueur, c'est-à-dire depuis l'orifice buccal jusqu'à son point de fixation.

Comparativement à la grande taille de cette Ascidie, la *région interosculaire* est peu étendue; elle mesure à peine 2 1/2 centimètres. Elle est donc notablement plus réduite que chez *Ph. mentula.*

L'*orifice buccal* est limité par six lèvres, de forme quadrilatère, un peu moins larges du côté de leur bord libre qu'à leur base d'insertion. Ces lèvres rappellent complètement l'apparence de celles qui limitent l'orifice cloacal chez *Ph. mentula.* L'*orifice cloacal* est pourvu de six lèvres tout à fait semblables. Le plan médian du corps se comporte, vis-à-vis d'elles, comme chez *Ph. mentula,* et quand elles se rapprochent, elles ferment aussi à peu près complètement l'orifice qu'elles circonscrivent.

La *région buccale* est large d'environ 5 millimètres, ce qui fait qu'elle intéresse à peu près le quart de l'étendue de la région interosculaire. La *zone circulaire* qui entoure l'orifice cloacal est notablement moindre, elle atteint à peine 3 millimètres de largeur.

Le *cercle coronal,* très nettement marqué, est situé à égale distance de l'orifice buccal et du bourrelet péricoronal. Il présente un grand nombre de tentacules de dimensions variables.

Contrairement à ce qui existe chez *Ph. mentula*, la lèvre interne du *bourrelet péricoronal* est régulière, n'est pas déchiquetée; il en est de même d'ailleurs de la lèvre externe. Quant à la façon dont se comportent les deux gouttières péricoronales à leurs extrémités, elle est ici encore la même que chez *Cor. parallelogramma.*

De même que chez *Ph. mentula*, on trouve toute la zone

comprise entre le cercle coronal et le bourrelet péricoronal, ainsi que la surface du tubercule hypophysaire, pigmentées en jaune et présentant de petites papilles. Toutefois ces papilles, contrairement à ce qui existe chez *Ph. mentula*, n'existent pas ici sur la lèvre interne du bourrelet péricoronal.

Les *fentes branchiales* ont la même forme que chez *Ph. mentula* et les plus antérieures sont aussi légèrement en retrait sur le bourrelet péricoronal.

La *partie antérieure du raphé dorsal* est longue de 13 millimètres; elle est donc relativement très développée et son extrémité postérieure arrive en arrière de l'extrémité postérieure du ganglion nerveux et de la glande hypophysaire sous-jacente. La *gouttière épibranchiale* présente tous les mêmes caractères que chez *Ph. mentula.* Il en est de même d'ailleurs de la *portion postérieure du raphé dorsal* qui consiste en un repli membraneux continu, lequel représente, en réalité, un repli méridien du sac branchial considérablement développé.

Pour la disposition des *trabécules vasculaires* et la *limite du cloaque,* elles sont les mêmes que chez *Ph. mentula.*

L'*orifice de la cavité infundibuliforme* a la forme d'un fer à cheval, dont les branches seraient un peu onduleuses, et les extrémités légèrement recourbées ; il constitue une fente assez étroite. Les parois de la cavité infundibuliforme se distinguent très aisément par transparence et permettent ainsi de constater la forme de cette cavité.

Le *conduit excréteur* de la glande hypophysaire est très nettement visible sur une longueur de 2 millimètres environ.

Les extrémités antérieures du *ganglion nerveux* et de la *glande sous-jacente* se trouvent situées à environ 1 $^1/_2$ millimètre du bourrelet péricoronal. La longueur de ces organes est de 2 $^1/_2$ millimètres. Ils peuvent aisément être distingués l'un de l'autre.

Enfin, pour la forme du ganglion et la disposition des branches nerveuses auxquelles il donne naissance, je renvoie à ce que j'en ai dit chez *Cor. parallelogramma* et *Asc. scabra.*

Les rapports de la *cavité péribranchiale* sont, chez cette espèce, tout à fait les mêmes que *Ascidia scabra.*

CHAPITRE II.

DESCRIPTION HISTOLOGIQUE.

Pour étudier la texture de ces différents organes, j'ai pratiqué des coupes longitudinales et des coupes transversales à travers des individus conservés par l'une des méthodes que j'ai exposées plus haut (p. 60).

Après avoir détaché le manteau, j'incise un lambeau quadrilatère, comprenant le tubercule hypophysaire, le ganglion nerveux avec la glande sous-jacente et le raphé dorsal, et je l'enchâsse dans un mélange de graisse de bœuf et de paraffine en parties égales. Mes coupes ont été pratiquées à l'aide du microtome du Dr Long, de Breslau, et j'ai pu obtenir par cette méthode des coupes de moins d'un centième de millimètre d'épaisseur.

I. — Bourrelet péricoronal.

(Pl. VII, fig. 2.)

Si on fait une coupe transversale menée perpendiculairement à la gouttière péricoronale, on constate que le bourrelet péricoronal présente à considérer une *charpente conjonctive* et un *épithélium* reposant sur elle. La charpente conjonctive se continue sans ligne de démarcation tranchée avec celle de la région buccale. Le tissu conjonctif qui entre dans sa composition affecte une structure toute particulière. Il offre à distinguer, comme tout tissu conjonctif, une masse fondamentale dans laquelle se trouvent disséminés les vaisseaux sanguins et des éléments cellulaires.

La masse fondamentale est pour ainsi dire complètement homogène, anhyste; elle résiste à l'action des matières colorantes et présente par-ci par-là de très fines fibrilles extrêmement ténues. Les vaisseaux sont ici remplacés par de petites

lacunes disséminées dans la substance fondamentale; ces lacunes sont limitées par une rangée de cellules très aplaties, constituant un endothélium. Les cellules conjonctives que l'on y rencontre sont différentes. Les unes sont relativement grandes, assez régulièrement sphériques; leur protoplasme est très finement granuleux et elles possèdent un grand noyau, très réfringent, se colorant très faiblement en rose par le picrocarminate; il en est de même, d'ailleurs, du corps de la cellule. D'autres, plus nombreuses, notablement plus petites, sont arrondies également et leur protoplasme granuleux se colore nettement en rose par le picrocarminate : ces cellules possèdent un noyau très petit qui se colore fortement en rouge sous l'action de ce réactif.

Outre ces deux espèces de cellules qui ne montrent jamais de prolongements, on trouve par-ci par-là quelques rares éléments cellulaires ayant tout à fait l'apparence d'amibes. Leur forme est irrégulière; elles présentent des prolongements semblables aux prolongements amœboïdes, leur contour n'est nullement net, nullement arrêté. Leur corps protoplasmique finement granuleux se colore peu dans les matières colorantes et renferme un noyau arrondi qui se colore en rose par le picrocarminate, en bleu pâle par l'hématoxyline.

Enfin, chez certains spécimens de *Cor. parallelogramma* et d'*Asc. scabra,* ainsi que chez la plus grande majorité de *Ph. mentula* et *Ph. venosa,* il existe encore dans le tissu conjonctif des globules colorés en jaune, arrondis, qui restent indifférents à l'action des matières colorantes. Ces globules sont assez régulièrement alignés et leur pigment est soluble dans l'alcool.

Sur la charpente conjonctive ainsi constituée, repose un épithélium dont les caractères varient selon l'endroit où on le considère. Dans toute l'étendue de la gouttière péricoronale cet épithélium est épais, formé d'une seule couche de cellules cylindriques munies d'un petit noyau ovalaire, situé dans la partie profonde de la cellule.

Mais tandis que dans le fond ainsi que sur les lèvres de la gouttière cet épithélium présente sur sa face libre une quantité

de cils vibratiles courts, au contraire, sur les parois latérales de la gouttière l'épithélium n'est pas cilié.

Toutes les cellules de cet épithélium présentent sur leur face libre une espèce de plateau relativement épais. Là où l'épithélium est vibratile, ce plateau paraît canaliculé, les cils semblant traverser ces canalicules. Il en résulte une apparence fortement granuleuse (pl. VII fig. 3) qn'affecte la face libre de la cellule, chaque granulation correspondant précisément à l'espace compris entre deux cils voisins. Là où l'épithélium n'est pas cilié les plateaux réunis semblent constituer une membrane non interrompue (pl. VII, fig. 2).

L'épithélium cylindrique vibratile des lèvres de la gouttière péricoronale se continue sur une petite étendue à la surface des lèvres du bourrelet, avec un épithélium cylindrique, dont la face libre des cellules ne présente plus de plateau; cet épithélium devient de moins en moins élevé, cubique d'abord, puis enfin tout à fait aplati. C'est cet épithélium plat qui tapisse la plus grande partie de la surface du bourrelet péricoronal. Il se continue avec l'épithélium plat qui recouvre la surface de la région buccale.

Chez *Ph. mentula*, la lèvre interne de la gouttière péricoronale présente par-ci par-là une petite papille (pl. V. fig. 2) qui est aussi constituée d'une charpente conjonctive, identique à celle du bourrelet péricoronal lui-même, et tapissée par une couche d'épithélium plat.

Il existe toujours au niveau des lèvres de la gouttière une petite quantité de mucus ; mais je n'ai rien constaté qui ressemblât à des cellules caliciformes.

II. — RAPHÉ DORSAL.

(Pl. VII, fig. 1.)

Une coupe transversale pratiquée perpendiculairement à la gouttière épibranchiale, dans la partie antérieure du raphé dorsal, montre que ce dernier consiste dans un bourrelet dont la surface est irrégulière ; ce bourrelet est relié au manteau

par un pédicule plus ou moins large. La texture du raphé dorsal est tout à fait analogue à celle du bourrelet péricoronal. Il présente aussi à considérer une charpente conjonctive, qui, par l'intermédiaire d'un pédicule, se rattache à la partie de la tunique interne du manteau dans laquelle sont logés le cerveau et la glande hypophysaire. Un épithélium dont les caractères varient selon l'endroit où on le considère, recouvre toute la surface de la charpente conjonctive et délimite la gouttière épibranchiale.

La texture de la partie conjonctive du raphé dorsal est identique à celle de la partie conjonctive du bourrelet péricoronal avec cette différence toutefois qu'ici les globules pigmentés font complètement défaut.

L'épithélium de la gouttière épibranchiale est cylindrique et présente tous les mêmes caractères que celui de la gouttière péricoronale, avec cette différence toutefois qu'il est vibratile dans toute son étendue. Il se continue au niveau des lèvres, comme celui de la gouttière péricoronale, avec un épithélium cylindrique non vibratile, qui devient peu à peu cubique, puis complètement plat. Toute la gouttière est remplie par du mucus, mais il n'y existe pas non plus de cellules caliciformes.

III. — TUBERCULE HYPOPHYSAIRE.

(Pl. IV, fig. 4 et pl. VII, fig. 4.)

Pour étudier la texture de cet organe, qui est identiquement la même chez les différentes espèces que j'ai examinées, le mieux est de pratiquer des coupes verticales et antéro-postérieures. Une coupe ainsi menée (pl. VII. fig. 4) démontre qu'il faut considérer au tubercule hypophysaire une charpente conjonctive et un épithélium qui en tapisse la surface.

La charpente conjonctive est relativement fort réduite. Elle présente elle même deux parties bien distinctes : une couche nettement délimitée de substance anhyste, sur laquelle repose l'épithélium de la cavité infundibuliforme, et en dehors de celle-ci une portion conjonctive proprement dite.

La portion conjonctive proprement dite présente identiquement la même texture que celle que j'ai décrite plus haut pour la charpente conjonctive du bourrelet péricoronal. D'ailleurs elle est extrêmement réduite.

La partie anhyste de la charpente conjonctive diminue progressivement d'épaisseur au fur et à mesure qu'elle se rapproche du sommet de l'entonnoir; elle se comporte de même en se rapprochant de la base de cette cavité. Cette enveloppe est limitée extérieurement par une mince couche de cellules plates, dont les noyaux proéminent quelque peu dans la charpente conjonctive proprement dite.

L'épithélium présente des caractères variables suivant le point du tubercule où on le considère. Dans toute l'étendue de la cavité infundibuliforme, depuis les lèvres jusqu'au sommet de cette cavité, il présente les caractères suivants : c'est un épithélium cylindrique, formé d'une seule rangée de cellules allongées dans le sens perpendiculaire à la cavité. Ces cellules, très finement granuleuses et munies d'un noyau ovalaire allongé dans le sens du grand axe de la cellule et plus rapproché du fond de la cellule, présentent au milieu de leur face libre un petit épaississement d'où part un très long fouet vibratile. Ces fouets vibratiles, dont les vibrations semblent se faire de telle sorte qu'elles permettent à l'eau d'entrer dans la cavité en entonnoir, sont assez longs pour que ceux de l'une des parois de la cavité viennent toucher l'autre paroi, de sorte qu'ils s'entre-croisent entre eux de mille manières.

Cet épithélium se continue en avant avec un épithélium cubique qui tapisse toute la surface du tubercule; ces cellules cubiques finement granulées renferment un noyau sphérique, qui prend dans le picrocarminate d'ammoniaque une teinte rose tout à fait semblable à celle que prennent les noyaux allongés des cellules vibratiles de la cavité en entonnoir. Cet épithélium cubique lui-même, en dehors du tubercule, se continue avec l'épithélium plat qui tapisse la surface de la région buccale.

En arrière, l'épithélium cylindrique vibratile de la cavité infundibuliforme se continue brusquement avec l'épithélium

cubique constituant le canal excréteur de la glande hypophysaire.

Au-dessus du tubercule hypophysaire, la coupe pratiquée comme nous l'avons indiqué, montre fréquemment la section longitudinale d'un rameau nerveux, qui est très nettement délimité, court dans le tissu conjonctif ambiant et ne se divise jamais à ce niveau. La figure 4, planche IV, montre cette disposition.

IV. — GLANDE HYPOPHYSAIRE ET SON CONDUIT EXCRÉTEUR.

(Pl. VI et VII, fig. 4 et 5.)

Sur une coupe verticale et antéro-postérieure intéressant le conduit excréteur de la glande hypophysaire, il est facile de voir que l'on peut fictivement distinguer à cet organe deux parois, l'une supérieure et l'autre inférieure. La paroi inférieure se continue avec l'épithélium glandulaire en un point plus rapproché de l'extrémité antérieure de la glande que celui au niveau duquel se fait la continuité entre la paroi supérieure du canal et le même épithélium glandulaire. Si, au lieu de pratiquer des coupes verticales et antéro-postérieures, on pratique des coupes transversales et verticales, on constate alors que ce canal excréteur ne constitue un vrai canal, dans le sens propre du mot, que dans la partie antérieure seulement de son trajet. Cette partie, qui est très réduite chez *Cor. parallelogramma* et *Ascidia scabra*, est plus considérable déjà chez *Ph. venosa* et énormément développée chez *Ph. mentula*. Plus en arrière, c'est-à-dire dans la partie postérieure de son trajet, le canal excréteur de la glande hypophysaire ne constitue plus à proprement parler un canal, mais une gouttière, ainsi que le montre la planche VI.

Cette gouttière est ouverte du côté de la masse glandulaire et sur ses bords son épithélium cubique se continue avec l'épithélium glandulaire. On constate alors que la paroi inférieure du canal qui était, dans la partie antérieure, constituée par l'épithélium cubique du canal, est dans cette région constituée par des diverticules tubulaires de l'épithélium glandulaire.

Toute cette disposition dépend exclusivement de ce que, lors de la formation de la glande, la paroi inférieure de la portion postérieure du canal excréteur a seule donné naissance à des diverticules glandulaires.

Ce canal présente un rapport constant sur lequel je tiens à insister tout particulièrement. Dans la région où le ganglion nerveux existe, *le canal excréteur est toujours situé immédiatement au-dessous de lui, sans interposition de tissu conjonctif*, étant placé là entre le ganglion nerveux et la masse glandulaire. Ce rapport constant du canal excréteur a une très grande importance au sujet de sa signification et de la signification de la masse glandulaire.

Dans la région où le canal est complet, il se présente comme aplati de haut en bas, de sorte qu'il a à la coupe une forme ovalaire à grand axe transversal. Là où il constitue une gouttière, cette gouttière est aussi fortement aplatie.

Ce canal excréteur est constitué par une simple rangée de cellules cubiques, finement granuleuses et munies d'un noyau arrondi; ces cellules se colorent très fortement dans les matières colorantes. Il se continue en avant avec l'épithélium vibratile de la cavité infundibuliforme et en arrière avec l'épithélium glandulaire. Il ne présente pas de membrane propre.

La texture de la glande hypophysaire est extrêmement difficile à déchiffrer. Cette difficulté tient d'une part à l'exiguïté des éléments cellulaires de son épithélium et ensuite à l'existence dans les cavités glandulaires d'un nombre considérable de cellules qui remplissent cette cavité.

C'est chez *Ph. mentula* que la texture de cette glande m'a paru la plus nette et la plus facile à analyser. Elle me paraît être à peu près la même chez *Ph. venosa*, et elle diffère très peu de celle de *Cor. parallelogramma*. Chez *Asc. scabra*, enfin, la texture de l'épithélium glandulaire est assez différente.

Quoi qu'il en soit, la glande hypophysaire est tubuleuse, composée, et elle présente à considérer une charpente conjonctive et des tubes glandulaires tous réunis entre eux et plongés dans le tissu conjonctif.

La charpente conjonctive est très développée chez *Ph. venosa* et *Ph. mentula;* elle l'est très peu au contraire chez *Cor. parallelogramma,* où les tubes glandulaires sont beaucoup plus serrés les uns contre les autres, ce qui augmente encore les difficultés que l'on rencontre à en étudier l'histologie. C'est là la seule différence qui existe entre la texture de cette glande chez ces diverses espèces. Chez *Asc. scabra*, la charpente conjonctive est aussi peu développée, quoiqu'elle le soit davantage que chez *Cor. parallelogramma.* Mais quelle que soit l'étendue de cette charpente conjonctive, elle présente les mêmes caractères dans ces différentes espèces. Elle est extrêmement riche en lacunes sanguines, lesquelles sont délimitées par un endothélium de cellules plates. C'est là le seul caractère particulier que présente le tissu conjonctif dans cet organe.

Chez *Ph. venosa, Ph. mentula* et *Cor. parallelogramma,* les tubes glandulaires sont constitués par un épithélium cuboïde dont les cellules sont un peu plus volumineuses que celles qui forment la paroi du conduit excréteur, et elles se colorent moins par l'action des matières colorantes. Ces cellules, finement granuleuses, sont pourvues d'un noyau sphérique qui se colore en rose par le picrocarminate, en bleu par l'hématoxyline. Dans la lumière du tube glandulaire se trouvent une quantité de cellules bourrant littéralement le tube. La plupart de ces cellules ont un contour assez irrégulier, peu marqué, semblent plus ou moins arrondies et sont pourvues d'un noyau tout à fait semblable à celui des cellules de l'épithélium glandulaire. De plus, on trouve dans le même tube glandulaire toutes les phases de transition entre les cellules épithéliales nettement caractérisées comme telles et ces cellules irrégulières dont je viens de parler.

Non-seulement ces éléments se rencontrent dans tous les tubes glandulaires qu'ils remplissent complètement, mais on en trouve aussi constamment dans le canal excréteur de la glande.

Chez *Asc. scabra*, les cellules de l'épithélium glandulaire présentent toutes des vacuoles plus ou moins considérables. Dans beaucoup de cellules, il n'existe qu'une seule grande vacuole

arrondie qui a rejeté à la périphérie de la cellule le protoplasme avec le noyau. Cette vacuole semble formée par un liquide hyalin, clair, tout à fait indifférent à l'action des matières colorantes. Dans d'autres cellules, on trouve un certain nombre de petites vacuoles, dont les dimensions sont variables et qui tendent à se réunir pour envahir à peu près toute l'étendue de la cellule. Sur aucune des coupes que j'ai pratiquées à travers la glande hypophysaire de cette espèce, je n'ai trouvé de cellules où ces vacuoles faisaient défaut. Enfin, dans la lumière du tube glandulaire et du canal excréteur se trouvent aussi des éléments semblables qui se sont détachés, et, encore une fois ici, on en trouve de différentes formes comme dans les espèces précédentes.

V. — GANGLION NERVEUX.

(Pl. VI et VII, fig. 4.)

La texture du ganglion nerveux des Ascidies est essentiellement la même chez les différentes espèces que j'ai étudiées. A la coupe transversale, cet organe se présente comme assez régulièrement ovalaire, aplati de haut en bas, de telle sorte que ses faces supérieure et inférieure sont parallèles au grand axe de l'ovale.

Une telle coupe transversale, pratiquée chez *Cor. parallelogramma*, montre que l'on doit distinguer dans le ganglion deux espèces d'éléments : des cellules ganglionnaires et des fibrilles nerveuses. Les cellules ganglionnaires occupent la périphérie de l'organe et peuvent même se voir par transparence, quand on les examine avec de forts grossissements, sur des individus qui ont été traités par l'acide osmique. Elles sont disposées assez régulièrement sur trois ou quatre rangées concentriques et constituent ainsi sur toute la périphérie du ganglion une couche assez épaisse qui délimite cet organe.

Les cellules des couches les plus externes sont les plus volumineuses; au fur et à mesure qu'elles se rapprochent de la partie centrale du ganglion, elles deviennent de plus en plus petites et

celles qui constituent la couche interne sont même, en général, extrêmement réduites; par-ci par-là cependant on en trouve une qui a encore des dimensions assez considérables. Toute cette partie périphérique, constituée exclusivement de cellules ganglionnaires, forme ce que l'on pourrait appeler la *substance grise* du ganglion. Toute la partie centrale, constituant ce qu'on pourrait appeler la *substance blanche,* est formée de fibrilles nerveuses et de quelques cellules très petites disséminées dans cette masse fibrillaire. La direction des fibrilles varie considérablement; la plupart cependant ont une direction longitudinale et se présentent par conséquent à la coupe transversale sous forme d'un pointillé très net; d'autres cependant ont, au contraire, une direction transversale ou radiée, ainsi que le montre la planche VI.

Les éléments cellulaires que l'on rencontre dans cette masse fibrillaire et qui sont relativement très rares, sont sans contredit des cellules ganglionnaires; elles présentent tous les caractères des petites cellules ganglionnaires formant la couche interne de la substance grise.

Voyons maintenant quels sont les caractères des cellules ganglionnaires. Ce sont des cellules de forme globuleuse ou arrondie, présentant un seul prolongement. Je n'en ai jamais trouvé qui fussent bipolaires. Tandis que le contour des grandes cellules externes est nettement accusé, celui des petites cellules est, au contraire, très irrégulier et fort peu marqué. Toutes ces cellules sont finement granulées et possèdent un grand noyau très réfringent se colorant en rose pâle par le picrocarminate, et pourvu d'un nucléole relativement volumineux, fort réfringent aussi et prenant par le picrocarminate une coloration rouge foncée. Le prolongement de ces cellules est assez épais, fibrillaire; les fibrilles semblent prendre origine insensiblement dans le protoplasme cellulaire et se continuent avec les fibrilles de la substance blanche.

Quant aux petites cellules que j'ai signalées dans la substance blanche, ainsi que celles qui constituent les couches les plus internes de la substance grise, elles présentent identiquement les mêmes caractères, sauf cependant que leur contour n'est pas

net et elles sont aussi munies d'un noyau avec nucléole, ceux-ci se comportant vis-à-vis des matières colorantes identiquement de la même façon que le noyau et le nucléole des grandes cellules. Il ne peut y avoir aucun doute sur la nature ganglionnaire de ces éléments. On trouve donc là, de la périphérie vers le centre, toutes les phases de transition entre les grandes cellules ganglionnaires et les fibrilles nerveuses.

Si, au lieu d'examiner une coupe transversale, nous étudions une coupe longitudinale intéressant l'origine d'un des troncs nerveux, nous constatons la continuité entre le nerf et la substance blanche du ganglion. On peut poursuivre ainsi sur certaines coupes les fibrilles dont se compose le nerf, et qui sont onduleuses, sur une assez grande étendue à l'intérieur de la substance blanche du centre nerveux. Toutes ces fibrilles décrivent de petites ondulations. Enfin sur une telle coupe, on peut encore s'assurer que l'origine du tronc nerveux présente aussi à sa périphérie un plus ou moins grand nombre de cellules ganglionnaires; parfois on rencontre une de ces cellules à une distance déjà assez considérable de l'origine du tronc nerveux. J'en ai vu ainsi une chez *Asc. scabra* dont le prolongement, légèrement onduleux, s'étendait sur une très grande distance parallèlement au nerf, et se dirigeait vers le cerveau.

Telle est la structure du ganglion nerveux chez *Cor. parallelogramma.* La seule différence qui existe chez *Asc. scabra*, *Ph. mentula* et *Ph. venosa*, et cette différence est surtout accentuée chez *Ph. mentula*, c'est que chez elles on trouve en dehors du cerveau une quantité de cellules ganglionnaires très volumineuses et complètement isolées dans le tissu conjonctif ambiant. Ces cellules, dont les caractères sont parfaitement identiques à ceux des autres cellules ganglionnaires, envoient un prolongement fibrillaire assez volumineux, qui est toujours dirigé vers le centre nerveux et s'insinue entre les cellules des couches périphériques pour se continuer très probablement avec la masse fibrillaire centrale. Enfin, chez *Ph. mentula*, les petites cellules de la substance blanche sont beaucoup plus nombreuses que chez les autres espèces.

Il résulte de cette étude que dans le ganglion nerveux des Ascidies on peut distinguer : une couche périphérique de substance grise et une masse centrale de substance blanche; que ces deux substances se continuent insensiblement l'une dans l'autre et qu'il n'existe pas de névroglie ou de tissu conjonctif quelconque entrant dans la composition de cet organe. Les seuls éléments dont il est formé sont des éléments nerveux : cellules ganglionnaires et fibrilles nerveuses.

CHAPITRE III.

HISTORIQUE. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

J. C. Savigny, dans son beau mémoire sur les animaux sans vertèbres (1), après avoir établi les analogies entre les Ascidies composées et les Ascidies simples, fait un rapprochement entre ces animaux et les Mollusques, auxquels il les rattache. Il établit que le manteau des Ascidies est en réalité formé de deux couches. Voici comment il s'exprime à ce sujet : « Le polypier, c'est-à-dire le corps cartilagineux qui contient les polypes (2), est leur manteau; c'est du moins un manteau analogue à celui des Ascidies et nourri des mêmes vaisseaux. On ne peut trouver deux corps dont la substance, la contexture soient plus semblables. Mais je crois que le véritable manteau des Ascidies est leur *tunique intérieure et musculeuse* et que le *sac cartilagineux et extérieur*, auquel on donne communément ce nom, est, de même que le polypier des Alcyons, plus analogue au test des Mollusques bivalves » (3). Et il ajoute en note : « M. Cuvier compare aussi le sac extérieur des Ascidies à la coquille des Bivalves. »

---

(1) J.-C. Savigny, *Mémoires sur les animaux sans vertèbres.* Paris 1816, vol. 2.

(2) Il s'agit ici des Ascidies composées.

(3) *Loc. cit.*, p. 34.

Milne-Edwards (1), dans ses *Observations sur les Ascidies composées*, distingue trois tuniques auxquelles il donne respectivement le nom de *tunique extérieure, seconde tunique* et *troisième tunique.*

Huxley (2) compare cette troisième tunique membraneuse de Milne-Edwards à un *péritoine*, et lui distingue deux feuillets: un feuillet viscéral et un feuillet pariétal: « Cette membrane, dit cet auteur, se continue au niveau de l'orifice du cloaque avec la paroi du corps; les deux feuillets se continuent entre eux au niveau de la bande péripharyngienne (3) d'une part, suivant une ligne parallèle à l'endostyle dans une autre direction, et suivant les organes digestifs et génitaux, dans une troisième direction. De ces différents points elle se réfléchit sur le sac branchial, dont elle forme la paroi externe. Aux bords des stigmates elle se continue avec l'endoderme du pharynx et, au niveau de l'ouverture du rectum, avec l'endoderme de l'intestin » (4).

Alb. Hancock (5), qui rapproche les Tuniciers des Lamellibranches et en fait un groupe de Mollusques, établit une division analogue. « Dans toutes les formes variées que j'ai examinées, dit-il, il n'est pas bien difficile de déterminer la présence de trois tuniques ou enveloppes : le *test* ou *tunique externe*, le *manteau* ou *tunique interne* et la *membrane délimitante* (lining

---

(1) Milne-Edwards, *Observations sur les Ascidies composées.* Paris 1841.

(2) Huxley, *A manual of the Anatomy of invertebrated animals* London, 1877.

(3) *La bande péripharyngienne* de Huxley constitue ce que j'ai appelé *bourrelet péricoronal.*

(4) « This membrane has a parietal and a visceral layer. The former is continued from the atrial aperture on to the parietes of the body, to the level of the peripharyngeal band in one direction, to a line parallel with the endostyle in another, and to the alimentary and genital viscera in a third direction. From these various lines, it is reflected on to the branchial sac, of which it forms the outer wall. At the margins of the stigmata it is continuous with the endoderm of the pharynx and, at the aperture of the rectum, with the endoderm of the intestine. » *Loc. cit*, p. 603.

(5) Albany Hancock, *On the Anatomy and Physiology of the Tunicata* 20 juin 1867. (Journ. of the Linn. Soc. Zoology. London 1868.)

membrane), celle-ci correspondant à la tunique interne du professeur Huxley. La membrane délimitante et le manteau sont toujours, sur une étendue plus ou moins considérable, adhérents l'un à l'autre, et excepté là où l'abdomen se trouve développé, tous les viscères et la portion lacunaire du système sanguin sont interposés entre eux. » (1) Pour ce qui concerne le manteau et le test, ils sont, d'après l'auteur, nettement séparés l'un de l'autre chez *Ascidia* et *Molgula,* excepté toutefois à l'entrée de l'appareil respiratoire où ils sont unis; mais il n'en est plus de même dans le genre *Stycla* (*Cynthia* de Savigny) où « le test est toujours attaché, plus ou moins fortement au manteau, dans toute son étendue, le maximum de l'adhérence se trouvant aux orifices respiratoires » (2).

Mais il se hâte d'ajouter que ces deux enveloppes peuvent être séparées sans la moindre difficulté *chez les individus conservés dans l'alcool,* à l'exception toutefois d'une petite espèce appartenant à ce genre *Cynthia,* où, même sur des spécimens conservés dans l'alcool, il n'est pas parvenu à les isoler. Dans le genre *Pelonaia*, cette adhérence est aussi complète que dans le genre *Stycla;* chez *Clavellina* elle est beaucoup moindre, et dans le genre *Salpa* elle paraît être nulle comme dans le genre *Ascidia* (3).

---

(1) « In all the various forms that have been examined, there is no great difficulty in determining the presence of three tunics, or envelopes, namely, the test or outer tunic, the mantle or inner tunic, and the lining membrane or inner tunic of Prof. Huxley. The lining membrane and mantle are always, to a greater or less extent, adherent to each other, and have, except where there is an abdomen developed, all the viscera and the lacunary portion of the blood-system placed between them. » *Loc. cit.*, p. 309.

(2) « The test is always more or less firmly attached to the mantle throughout, through at the respiratory orifices the adhesion is greatest. » *Loc. cit.*, p. 310.

(3) « In all the species (du genre *Stycla*), however, that have been examined, with the exception of one (a small undescribed species) these two envelopes may be separated without much difficulty in specimens preserved in spirit. In the exceptional case alluded to, the mantle is exceedingly delicate, and hence probably arises the difficulty of separating it from the test. In *Pelonaia* the adhesion of the mantle and test is not by any means so remarkable as was originally sup-

Comme on le voit, Hancock admet tout à fait la même subdivision du manteau que Milne-Edwards; sa « lining membrane » correspond à la « troisième tunique » du zoologiste français.

Huxley (1) admet aussi la subdivision de Milne-Edwards et de Lacaze-Duthiers (2) qui compare l'Ascidie à l'Acéphale, la considère aussi comme formée de trois sacs emboîtés concentriquement auxquels il propose de donner les noms respectifs de : *tunique* ou sac externe, *manteau* ou sac moyen, et *branchie* ou sac interne.

Chez les espèces que j'ai examinées et qui appartiennent aux genres *Corella*, *Phallusia* et *Ascidia*, je n'ai nullement constaté que l'on pût, sur le frais, diviser le manteau en deux couches bien nettes correspondant aux subdivisions établies par les auteurs dont je viens de parler. Toutefois je dois ajouter que si cette division ne peut se faire sur le frais, elle se fait, au contraire, plus ou moins facilement sur des individus conservés dans l'alcool. On constate alors que la paroi du corps de l'Ascidie se divise en deux couches : une externe correspondant à l'enveloppe cellulosique et sur laquelle se trouvent fréquemment des lambeaux d'un épithélium plat, qui en tapissent la face interne; l'autre interne constituant une mince membrane formée d'une couche conjonctive renfermant les muscles, les viscères et les organes que l'on rencontre sur la ligne médiodorsale dans la région interosculaire; cette couche conjonctive est tapissée à sa face interne par un épithélium, qui constitue l'épithélium de la paroi externe de la cavité péribranchiale; à la face externe de cette couche conjonctive se trouve appliqué l'épithélium plat dont des lambeaux peuvent rester attachés à

---

posed; and, indeed, in this form they are as easily divided as they usually are in *Stycla*. Also in *Clavelina* these two tunics are slightly adherent throughout, while in *Salpa* they appear to be as free as they are in *Ascidia*. I have examined only one species, namely *S. spinosa;* and the specimens were preserved in alcohol. » *Loc. cit.*, p. 310.

(1) *Loc. cit.*, p. 605.

(2) H. de Lacaze-Duthiers, *Les Ascidies simples des côtes de France.* (Archives de Zool. et gén., t. III, 1874, p. 140.)

l'enveloppe cellulosique, ainsi que je viens de le dire plus haut. Ces deux couches sont soudées l'une à l'autre dans toute leur étendue et ne constituent en réalité qu'une seule et même enveloppe qui est ce que j'appelle la *paroi du corps* des Ascidies.

On reconnaît aisément la vérité de cette assertion si on étudie la texture de cette paroi. S'il s'agissait en effet, ainsi qu'il ressort des différents travaux que je viens d'énumérer, de deux organes anatomiquement distincts, simplement accolés l'un à l'autre, il est certain qu'il y aurait entre eux deux épithéliums, l'un tapissant la face interne de la couche externe, l'autre recouvrant la face externe de la couche interne; ce qui n'existe pas. De plus, il s'agit si peu là de deux organes distincts que, de l'avis même de Hancock, il y a une espèce où la séparation est impossible même chez des individus traités par l'alcool.

Les subdivisions du manteau des Ascidies, comme les ont admises Savigny, Milne-Edwards, Hancock, Huxley, de Lacaze-Duthiers et tous les zoologistes qui ont rapporté le type Tunicier aux Mollusques, ne sont donc qu'une division purement artificielle, obtenue par l'action de l'alcool sur le manteau chez un certain nombre d'espèces. En réalité, le corps de l'Ascidie ne peut pas se ramener, comme l'a fait de Lacaze-Duthiers, à trois sacs emboîtés l'un dans l'autre, mais bien à *deux sacs :* la paroi du corps constituant le *sac externe* et le sac branchial formant le *sac interne.* Entre le sac branchial et la paroi du corps se trouve la *cavité péribranchiale.*

Cette cavité est tapissée de toute part par une couche épithéliale. Ainsi que Huxley l'a si judicieusement fait remarquer, on peut la considérer comme formée de deux feuillets : un feuillet pariétal et un feuillet viscéral. Ceux-ci se continuent entre eux : en bas, le long de la gouttière hypobranchiale; en avant, au niveau du bourrelet péricoronal; en haut, d'abord le long de la partie antérieure du raphé dorsal, puis le long de l'intestin; enfin, à la surface des trabécules vasculaires. Toutefois, la comparaison que Huxley fait de cette membrane avec un *péritoine* me paraît tout à fait inexacte. Il ne s'agit évidemment pas là d'une séreuse, mais simplement d'une membrane épithéliale, tapissant une cavité en communication avec l'extérieur.

Cela posé, pouvons-nous établir une homologie complète entre la paroi du corps d'une Ascidie et celle d'un Vertébré?

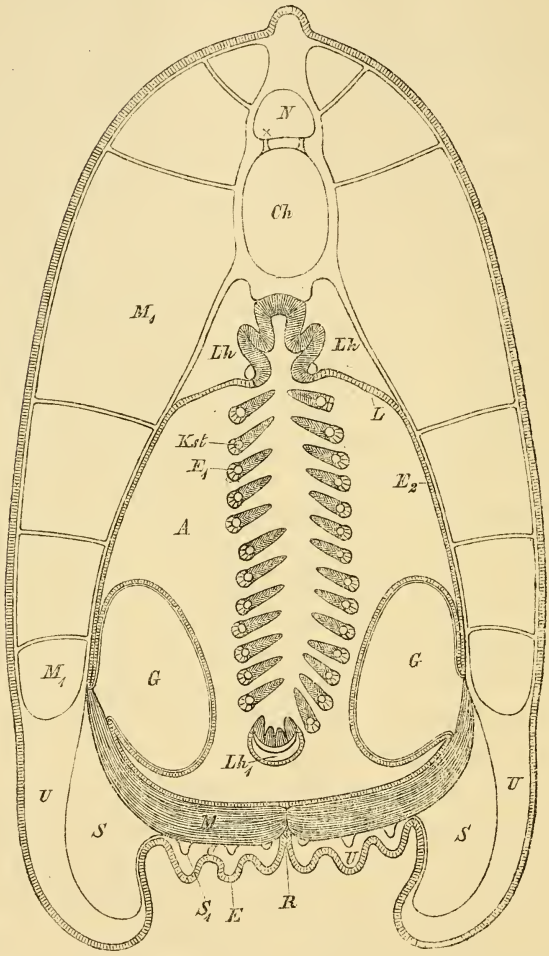


FIGURE 1. — Coupe transversale pratiquée chez l'*Amphioxus* à travers la région branchiale (figure d'après ROLPH) :

A, cavité péribranchiale; *Ch*, corde dorsale; *E*, épiderme; E_1, E_2 et *L*, épithélium péribranchial; *G*, bourrelet génital; *Lh* et Lh_1, cavité générale du corps; *M*, muscles ventraux; M_1, muscles du tronc; *N*, système nerveux central; *R*, raphé; *S*, canal latéral; S_1, canal ventral; *U*, charpente conjonctivo-musculaire; *Kst*, arc branchial.

Voyons pour cela quelle est la constitution de cette paroi chez l'Amphioxus. Rolph (1), dans son beau Mémoire sur l'Anatomie de l'Amphioxus, donne une excellente figure (2), représentant une coupe transversale pratiquée au niveau de la cavité branchiale chez un individu adulte. Cette coupe montre que l'on peut d'une façon générale ramener le corps de l'Amphioxus à ce niveau, à deux sacs concentriques reliés entre eux sur la ligne médiane : un *sac interne* constituant le sac branchial et un sac externe formé par la paroi du corps. Le sac branchial est constitué par la réunion des lames branchiales et limite de toute part la cavité branchiale; entre les lames il existe un grand nombre de fentes branchiales, mettant en communication la cavité branchiale avec la cavité péribranchiale. Cette dernière est limitée en dedans par la face externe des lames branchiales et en dehors par un épithélium tapissant la face interne de la paroi du corps. C'est dans la cavité péribranchiale que font saillie de chaque côté de la ligne médiane les bourrelets sexuels, ceux-ci étant tapissés par le même épithélium qui limite en dehors la cavité péribranchiale.

La paroi du corps proprement dite, sur les faces latérales, est formée de dehors en dedans par l'épiderme, une charpente conjonctivo-musculaire, comprenant le tissu sous-cutané et enfin l'épithélium externe de la cavité péribranchiale.

La peau est formée extérieurement par un épithélium correspondant à l'épiderme des autres Vertébrés; sous cet épithélium se trouve une mince couche de tissu conjonctif, homologue au derme de la peau des autres Vertébrés. Dans la charpente conjonctivo-musculaire sont logés : latéralement, les muscles du tronc; à la face inférieure, les muscles ventraux et sur la ligne médio-dorsale, le système nerveux central et la corde dorsale. Enfin, la face interne de cette charpente est tapissée par l'épithélium de la paroi externe de la cavité péribranchiale.

Dans cette région du corps chez l'Amphioxus, la cavité générale ou pleuropéritonéale est très réduite et n'existe qu'à la face supérieure de la cavité péribranchiale, interposée là entre la

---

(1) W. Rolph, *Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus.* (Morpholog. Jahrbuch de Carl Gegenbaur. Bd. II. Leipzig 1876.)

(2) *Loc. cit.*, p. 131, fig. 3.

charpente conjonctivo-musculaire et l'épithélium de la cavité péribranchiale.

Si nous pratiquons une coupe semblable chez une Ascidie, au niveau de la cavité branchiale, cette coupe intéressant le cerveau, nous trouvons de même deux sacs reliés entre eux selon la ligne médio-dorsale, par le raphé dorsal, et selon la ligne médio-ventrale par la gouttière hypobranchiale. Le sac interne constituant le sac branchial présente une quantité de fentes branchiales qui font communiquer entre elles la cavité branchiale et la cavité péribranchiale. Cette dernière est comprise entre le sac branchial et la paroi du corps et elle est délimitée par un épithélium complet.

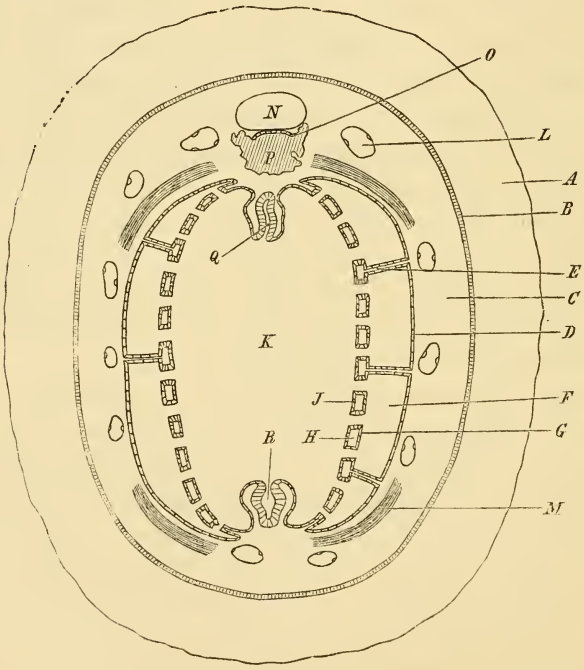


FIGURE 2. — Coupe transversale d'une *Ascidie*, au niveau du ganglion nerveux (figure schématique).

A, manteau proprement dit; *B*, épithélium subtunical; *C*, charpente conjonctivo-musculaire; *D* et *G*, épithélium péribranchial; *E*, trabécules vasculaire; *F*, cavité péribranchiale; *H*, charpente conjonctivo-vasculaire du sac branchial; *J*, épithélium branchial; *K*, cavité branchiale; *L*, vaisseau sanguin; *M*, muscle; *N*, système nerveux central; *O*, conduit excréteur de la glande hypophysaire, *P*; *Q*. gouttière épibranchiale; *R*, gouttière hypobranchiale.

La paroi du corps est constituée ici identiquement de la même manière que chez l'Amphioxus. Nous pouvons aussi y distinguer : la *peau*, une *charpente conjonctivo-musculaire* et *l'épithélium de la paroi externe de la cavité péribranchiale* ou feuillet pariétal de la troisième tunique de Milne-Edwards.

La peau présente chez l'Ascidie comme chez l'Amphioxus : un *épiderme* représenté ici par la couche de cellulose et l'épithélium plat sous-jacent (*épithélium subtunical*) (1) et un *derme* représenté par une mince couche de tissu conjonctif sous-jacente à cet épithélium et se continuant sans ligne de démarcation tranchée, tout comme chez l'Amphioxus, avec la *charpente conjonctivo-musculaire*, laquelle comprend aussi le *tissu sous-cutané*.

Cette charpente conjonctivo-musculaire, constituée, comme chez l'Amphioxus, de tissu conjonctif, renferme sur la ligne médio-dorsale le système nerveux central avec la glande hypophysaire sous-jacente, et latéralement les muscles du tronc.

La paroi du corps des Ascidies présente donc la même constitution que celle de l'Amphioxus.

Je propose en conséquence d'employer les mêmes termes pour en désigner les différentes parties et j'appellerai : *épiderme*, le manteau proprement dit (couche de cellulose) réuni à l'épithélium sous-jacent ou subtunical; *derme*, une mince couche conjonctive sous-jacente à l'épiderme et que je distingue fictivement ainsi que le *tissu sous-cutané* de la charpente conjonctivo-muscu-

---

(1) Il résulte en effet des études de O. Hertwig et de Semper sur l'origine de cette couche de cellulose, que l'on appelle communément le Manteau des Ascidies, qu'elle se forme aux dépens de l'épithélium sous-jacent. On sait que cet épithélium, représentant l'épiderme, a chez les Appendiculaires la propriété de sécréter une masse gélatineuse considérable, dont l'animal se débarrasse avec la plus grande facilité. Mais tandis que l'on trouve, dans la couche de cellulose des Ascidies, des éléments cellulaires indiquant qu'il s'agit là réellement d'un vrai tissu, le produit gélatineux des Appendiculaires est, au contraire, un simple produit de sécrétion. Néanmoins, dans son *Traité d'Anatomie comparée* (1878), Gegenbaur établit, avec raison selon moi, un rapprochement entre cette masse muqueuse des Appendiculaires et la couche de cellulose des Ascidies.

O. Hertwig, *Ueber den Bau und die Entwickelung des Tunicaten Mantels*. (Jenaische Zeischr. Bd. VII). — Semper, *Ueber die Enstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis der Ascidien*. (Arb. aus dem Zool-Zoot. Inst. in Wüzburg. 1875. Bd. II.)

laire. L'épiderme et le derme constitueraient la *peau* des Ascidies.

La *charpente conjonctivo-musculaire* proprement dite est caractérisée en ce qu'elle renferme les muscles et les organes que l'on rencontre sur la ligne médio-dorsale : le ganglion nerveux et la glande hypophysaire.

La seule différence qui existe donc entre une coupe transversale d'Ascidie pratiquée au niveau du cerveau, et une coupe transversale d'Amphioxus pratiquée au niveau de la cavité branchiale, c'est que chez l'Ascidie, il n'existe plus, chez l'adulte, ni cavité générale du corps, ni corde dorsale.

Que doit-on considérer comme constituant la bouche chez les Ascidies ?

Voici comment s'exprime Savigny sur cette question chez les Ascidies composées :

« L'ouverture couronnée de six tentacules, par laquelle l'eau et les aliments s'introduisent dans la cavité du thorax, ne peut être comparée qu'à l'orifice branchial des Ascidies, lequel est aussi quelquefois marqué de six plis. D'après ce principe, la véritable bouche du polype serait, comme chez l'Ascidie, non l'orifice qui reçoit les aliments du dehors, mais la petite ouverture qui les transmet immédiatement au tube intestinal. Néanmoins, comme cette ouverture, située au fond du sac branchial, n'a point de lèvres, on pourrait lui appliquer le nom de *pharynx* et laisser celui de bouche à l'orifice extérieur dont les tentacules, ou rayons charnus représentent, en effet, les tentacules des polypes proprement dits et les lèvres des mollusques bivalves. On supposerait alors le ventricule branchial formé par une dilatation de la partie du tube alimentaire située entre les lèvres et le pharynx (1). »

Milne-Edwards (2) considère l'orifice entouré des lèvres comme représentant la *bouche* de l'Ascidie et la *fente transversale qui fait face à l'ouverture buccale* et qui occupe le *fond de la cavité branchiale* comme représentant l'*orifice de l'œsophage*.

Pour Hancock (3), au contraire, la *bouche* de l'Ascidie occupe

(1) *Loc. cit.*, p. 29.

(2) *Loc. cit.*, pp. 51 et 59.

(3) *Loc. cit.*

le fond de la cavité branchiale et constitue l'entrée de l'œsophage; l'orifice externe constitue l'*ouverture branchiale.*

Pour H. Fol (1), qui rapproche les Tuniciers des Vertébrés, et admet pour les Appendiculaires « *comme position anatomique normale celle où la queue se trouve sur le prolongement du corps et dirigée en arrière,* » la bouche et l'entrée de l'œsophage ont la même signification que pour Milne-Edwards.

H. de Lacaze-Duthiers établit entre ces deux orifices la même distinction que Hancock, et les appelle aussi respectivement *orifice branchial* et *bouche.*

Huxley les désigne sous les noms d'*ouverture orale* et *orifice œsophagien.*

Enfin, Gegenbaur leur donne le nom de *bouche* et d'*orifice œsophagien.* Cette interprétation de Fol et de Gegenbaur résulte des études de Kowalevsky sur le développement de ces organes.

On voit, par cette énumération, que les auteurs qui rapprochent les Tuniciers des Mollusques sont loin d'être d'accord sur ce que l'on doit considérer comme la *bouche* chez ces animaux. Pour nous qui, avec Fol et Gegenbaur, rapprochons le type Ascidie du type Vertébré, la bouche est, tout comme chez les Vertébrés, cet orifice qui sert à la fois d'entrée à l'appareil respiratoire et à l'appareil digestif, et, comme le fait si judicieusement observer Fol, « *c'est l'entrée du canal intestinal* (*pharynx*) *qui est le siége de la respiration, et cette particularité n'est partagée avec les Tuniciers que par les Vertébrés et le Balanoglosse* (2). »

C'est de Lacaze-Duthiers (3), si nous ne nous trompons, qui a le premier donné le nom de *cercle coronal* à ce cercle qui entoure l'orifice buccal et suivant lequel s'insèrent les tentacules.

Savigny (4) a signalé le premier l'existence du sillon péricoronal, du raphé dorsal et de la gouttière hypobranchiale. Il désigne le sillon péricoronal sous le nom de *sillon circonscrivant l'entrée*

---

(1) H. Fol, *Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine.* Genève 1872.

(2) *Loc. cit.*, p. 5.

(3) *Loc. cit.*

(4) *Loc. cit.*

de la cavité branchiale, le raphé dorsal, il l'appelle *vaisseau antérieur* et la gouttière hypobranchiale, dont il désigne le cul-de-sac antérieur sous le nom de *tubercule postérieur*, il lui donne le nom de *sillon dorsal.*

Milne-Edwards (1) se contente d'en signaler l'existence, sans leur donner de nom particulier. Chez une espèce extrêmement transparente qu'il a étudiée, la *Clavellina lepadiformis*, ces organes se distinguaient très nettement par leur coloration spéciale jaune de soufre, et leur aspect granuleux : ce n'est guère qu'à cette occasion qu'il en fait mention.

Hancock (2) dit que « l'extrémité supérieure (3) de ces replis (replis constituant l'endostyle) diverge à droite et à gauche et se continue avec le membre inférieur de ce que l'on peut appeler le *cordon antérieur* ou *collier*, deux replis étroits qui entourent la base du tube respiratoire, un peu au delà du bord antérieur du sac branchial. Le bord ventral du sac est formé par un repli membraneux délicat étendu longitudinalement..... C'est là la *lame orale* ou *ventrale* qui s'étend d'une extrémité à l'autre du sac branchial et est garnie de côtes transversales. La bouche s'ouvre à son côté gauche, à peu près au tiers de son extrémité inférieure; l'extrémité supérieure, sur une petite étendue, est divisée longitudinalement et montre que la lame est réellement composée de deux membranes latérales; chacune de ces membranes est unie au membre inférieur du collier, de la même manière que ce dernier est attaché au repli dorsal en connexion avec l'endostyle. Le membre supérieur est séparé de l'inférieur par une gouttière étroite et n'est nullement interrompu par la lame orale ou par le repli dorsal » (4).

---

(1) *Loc. cit.*, p. 52.

(2) *Loc. cit.*, p. 329.

(3) Il ne faut pas perdre de vue, pour comprendre cette description, la position différente que Hancock attribue à l'Ascidie.

(4) « The upper extremities of these folds diverge right and left, and become continuous with the lower member of what may be termed the anterior cord or collar, two narrow folds also of the lining membrane that encircle the base of the respiratory tube, a little above the anterior margin of the branchial sac..... The ventral margin of the sac is furnished with a wide, longitudinal, delicate, mem-

D'après Hancock, ces mêmes organes existent chez les Salpes; mais ici, je ne sais trop pourquoi, ils portent encore d'autres noms. Ainsi, ce qui chez les Ascidies constitue la lame orale ou ventrale, porte chez les Salpes le nom de *bande branchiale;* chez les Salpes, « l'endostyle et la bande branchiale sont unies en avant par une bande étroite, la *bande ciliée* de Huxley, qui entoure l'extrémité antérieure de la cavité respiratoire; une autre bande semblable, ou une paire de bandes parallèles, passe de l'extrémité postérieure du repli dorsal (endostyle) et se termine près de l'extrémité postérieure de la bande branchiale (1). »

Les bandes ciliées sont homologues au membre inférieur du collier, ou cordon antérieur des Ascidies, ainsi qu'à un autre cordon, qui existe aussi chez les Ascidies, réunissant les extrémités postérieures de l'endostyle et de la lame orale et que Hankock désigne sous le nom de cordon postérieur.

H. Fol désigne ces organes sous le nom de *arcs vibratiles antérieurs* et *sillon vibratile postérieur;* mais il n'en décrit pas la disposition. Il dit seulement (2) : « Chez les Appendiculaires, les arcs vibratiles se dirigent obliquement en arrière et viennent se rejoindre en arrière du ganglion principal. Puis réunis en une bande vibratile, ils gagnent en liberté l'entrée de l'œsophage. »

C'est de Lacaze-Duthiers (3) qui, le premier, a employé le terme de *sillon péricoronal* pour désigner cet organe circulaire

---

branous fold..... This is the ventral or oral lamina; it extends from end to end of the branchial sac, and is ribbed transversely. The mouth opens close by its left side, about one third from the lower extremity; the upper extremity for some little way downwards is divided longitudinally, showing that the division is united to the lower member of the anterior collar, much in the same manner as the latter is attached to the dorsal folds connected with the endostyle. The upper member of this collar is divided from the lower by a narrow groove, and is uninterrupted by either the oral lamina or the dorsal folds. » *Loc. cit.*, p. 329.

(1) « The two folds in connexion with the endostyle and « the branchial band » are connected in front by a narrow band (the « ciliated band » of Huxley) that encircles the anterior extremity of the respiratory cavity : and another similar band, or pair of parallel bands, passes from the posterior end of the dorsal folds and terminates near to the posterior extremity of the « branchial band. » *Loc. cit.*, p. 336.

(2) *Loc. cit.*, p. 9.

(3) *Loc. cit.*

qui entoure l'orifice buccal et qui limite extérieurement cette zone, que j'appelle *région buccale*. Ce que j'ai désigné sous le nom de *raphé dorsal*, de Lacaze-Duthiers l'appelle *raphé postérieur*.

Enfin, Huxley (1) donne encore d'autres noms à ces organes. Il désigne sous le nom de *bande péripharyngienne* ce que j'appelle, avec de Lacaze-Duthiers, le sillon péricoronal et donne le nom de *bande hypopharyngienne* à ce que j'appelle le raphé dorsal.

Il résulte de cette longue énumération, que la confusion la plus regrettable existe dans tous ces noms différents donnés aux mêmes organes. J'ai accepté l'expression « sillon péricoronal » parce que c'est elle qui me paraît le mieux choisie pour désigner cet organe circulaire, qui sert de limite externe à la région buccale. Quant au mot « raphé dorsal », sous lequel je désigne le raphé médio-dorsal étendu de la région buccale à l'entrée de l'œsophage, j'ai cru devoir l'employer, parce qu'aucun des termes sous lesquels l'ont désigné les auteurs que j'ai cités, n'est applicable à l'Ascidie, telle que je la considère.

Aucun de ces auteurs ne me paraît avoir bien compris la façon dont la gouttière péricoronale se comporte par rapport à la gouttière hypobranchiale et par rapport au raphé dorsal. Ainsi que je l'ai fait remarquer lors de la description des différentes espèces que j'ai examinées, il existe, en réalité, deux gouttières péricoronales, l'une droite, l'autre gauche, et non pas une seule, comme l'affirment Hancock, de Lacaze-Duthiers et Huxley.

Hancock a bien remarqué qu'il existe une gouttière dans la partie antérieure du raphé dorsal, mais il ne lui a pas donné de nom spécial; il n'a fait que mentionner le fait sans y attacher la moindre importance. C'est cette gouttière, à laquelle j'ai cru devoir donner le nom de *gouttière épibranchiale*, en considération de sa situation par rapport à la cavité branchiale. De Lacaze-Duthiers en nie l'existence d'une façon catégorique, quand il dit: « Il faut noter que cette lame postérieure longe le côté droit de la veine branchiale postérieure, et que celle-ci ayant des parois peu épaisses et très transparentes dans quelques individus, par

(1) *Loc. cit.*, p. 597.

certaines incidences de la lumière, on a pu croire à l'existence d'un canal creusé tout le long de la ligne d'attache du raphé (1). » Or, il suffit de pratiquer une coupe à travers cet organe pour s'assurer qu'il ne s'agit pas là d'une illusion produite par une un phénomène « *d'incidences de la lumière* », mais bien d'une gouttière très nette, tapissée par un épithélium vibratile épais tout caractéristique, ainsi que le démontre l'étude de sa texture.

Mais quelle peut-être la fonction du sillon péricoronal et de la gouttière épibranchiale ?

Les observations de Fol (2) ont démontré que la gouttière hypobranchiale joue un rôle très important dans la préhension des aliments; la substance muqueuse qu'elle sécrète chemine vers la gouttière péricoronale, grâce aux mouvements vibratiles de la gouttière hypobranchiale, et là elle emprisonne en quelque sorte les animalcules microscopiques dont l'animal se nourrit, et qui sont amenés avec l'eau introduite par l'ouverture buccale dans le sac branchial. Cette sécrétion muqueuse qui, accumulée dans le sillon péricoronal, tamise en quelque sorte l'eau qui pénètre dans la cavité branchiale est ensuite dirigée, grâce aux mouvements ciliaires de la gouttière péricoronale vers l'extrémité antérieure du raphé dorsal; de là elle se porte le long de ce raphé vers l'entrée de l'œsophage.

Si on considère que l'existence de ces différents organes est constante chez tous les Tuniciers, il est permis de supposer que ce phénomène de la préhension des aliments, si bien étudié par Fol, doit être général et se passer de la même façon et à l'aide des mêmes organes chez tous les Tuniciers.

Cependant, ainsi que je l'ai fait remarquer plus haut, je n'ai vu chez aucune des espèces que j'ai étudiées, qu'il y eût continuité directe entre les gouttières hypobranchiale, péricoronales et épibranchiale; mais ces organes sont tellement rapprochés l'un de l'autre que le cordon muqueux destiné à retenir les aliments peut aisément passer de l'un à l'autre.

---

(1) *Loc. cit.*, p. 265.

(2) *Loco citato* et : « *Ueber die Schleimdrüse oder den Endostyl der Tunicaten.* (Morphol. Jahrbuch. Bd. I.)

L'étude histologique des gouttières péricoronales et épibranchiale m'a démontré qu'il existe toujours dans ces organes un produit muqueux, alors qu'il n'est cependant pas possible d'y distinguer une cellule ayant l'apparence d'une cellule glandulaire. Il est donc probable que le mucus n'est pas secrété par ces gouttières, mais provient de la gouttière hypobranchiale. Les gouttières épibranchiale et périconorales ne joueraient donc que le rôle d'organes vibratiles capables de faire mouvoir la masse muqueuse renfermant les aliments, et de la diriger vers l'œsophage. Elles interviendraient donc de cette façon dans la préhension des aliments.

Ussow (1) est le seul auteur qui, à ma connaissance, ait étudié la structure du ganglion nerveux des Ascidies. Voici comment Hoyer (2) s'exprime à ce sujet dans l'analyse qu'il a faite de ce travail. « Le cerveau est formé de cellules nerveuses et d'un stroma qui les unit ensemble ; celui-ci est formé d'un reticulum fibrillaire, qui se continue directement dans l'enveloppe qui l'entoure. Les cellules nerveuses sont multipolaires, dépourvues de membrane, montrent une coloration jaunâtre, leurs prolongements s'anastomosent et n'ont aucune connexion directe avec le noyau. A la périphérie du ganglion, les cellules nerveuses sont disposées en couches; chez les Salpes et le Pyrosoma, ces couches sont disposées tout à fait concentriquement (3). »

Le travail de Ussow est de tous ceux qui ont été publiés récemment sur l'organisation des Ascidies celui qui a fait faire le plus de progrès à nos connaissances sur le système nerveux de ces animaux et sur les organes qui l'avoisinent.

---

(1) *Loc. cit.*

(2) Schwalbe et Hoffmann, *Jahresb.* 1878, p. 499. Bd. IV.

(3) « Das Gehirn besteht aus Nervenzellen und einem dieselben verbindenden Stroma; letzteres wird von einem fibrillären Reticulum gebildet, welches in die umgebende Hülle sich direct fortsetzt. — Die Nervenzellen sind multipolar, membranlos, zeigen eine gelbliche Färbung, ihre Fortsätze verästeln sich und stehen mit dem Kern in keiner directen Verbindung. — An der Peripherie des Ganglion sind die Nervenzellen schichtweise geordnet; bei Salpen und Pyrosoma erscheinen die Schichten völlig concentrisch. »

Comme on le voit, les résultats auxquels je suis arrivé ne concordent pas tout à fait avec ceux de cet auteur. Nous ne sommes guère d'accord que pour la disposition concentrique des cellules ganglionnaires. Je n'ai pas vu, comme lui, de stroma unissant ensemble les cellules nerveuses, et d'autre part, je n'ai constaté la présence que de cellules unipolaires, dont les prolongements ne s'anastomosent pas entre eux, mais se perdent dans la substance blanche. De plus, et ceci résulte de l'examen des figures de son travail, Ussow n'indique nulle part dans la substance blanche des éléments cellulaires; cette masse, il la représente simplement comme constituée de fibrilles nerveuses.

Le ganglion nerveux des Ascidies, tel qu'il est constitué chez l'adulte, présente donc des caractères assez différents de ceux qu'affecte le centre nerveux des Vertébrés; mais les observations de Kowalevsky (1) ont démontré l'homologie complète qui existe entre le système nerveux des *larves d'Ascidies* et celui des embryons des Vertébrés. Ussow (2) a fait aussi de nouvelles observations sur cette question et a pleinement confirmé les résultats de Kowalevsky.

Savigny est le premier qui ait signalé chez les Ascidies composées l'existence dans le voisinage du ganglion nerveux d'un tubercule auquel il a donné le nom de *Tubercule antérieur* et *qui se retrouve chez les Ascidies simples.* « Il paraît composé, dit-il, d'un filet enroulé sur lui-même et décrivant plusieurs spirales (3). » Savigny remarqua parfaitement que la forme de cet organe est caractéristique pour chaque espèce; aussi s'en servit-il pour la diagnose spécifique des Ascidies.

Hancock lui donne le nom de *tubercule branchial* chez les Ascidies et en décrit exactement la situation et la forme chez différentes espèces, notamment chez *Ascidia scabra, A. mentula* et *A. venosa* (4). Il établit ensuite (5) l'homologie entre cet

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*
(3) *Loc. cit.*, p. 32.
(4) *Loc. cit.*, pp. 334 et 335.
(5) *Loc. cit.*, p. 338.

organe et ce que l'on désigne chez les Salpes sous le nom de *languette* avec sa *fosse ciliée.* Il considère cet organe comme constituant *deux replis parallèles du sac branchial* (lining membrane), *pressés étroitement l'un contre l'autre et unis à leurs extrémités* (1) et dit « qu'il peut à peine être mis en doute que cet organe soit un organe de sens spécial, et qu'il serait probable qu'il servît à juger la qualité des courants respiratoires. » Il en conclut que ce doit être un organe olfactif (2).

H. Fol signale aussi chez les Appendiculaires la présence de cet organe qu'il considère comme *organe de l'odorat* (3).

De Lacaze-Duthiers lui donne le nom d'*organe vibratile* et parlant de sa fonction, il dit : « Le doute existe encore dans mon esprit, quant à la nature même des impressions qu'il fournit à l'animal (4). » Cependant, il tend à le considérer avec Fol comme un organe olfactif. Il se sert également de la forme de cet organe pour caractériser les différentes espèces.

Ussow (5) considère aussi cet organe vibratile comme un organe olfactif (6).

Enfin, dans un autre travail écrit également en russe, Nassonoff (7) attribue à cet organe la même fonction.

Cet organe particulier, dont Savigny a bien compris la forme tuberculeuse, se trouve toujours placé au-devant du sillon péricoronal, sur la ligne médiane dorsale du corps, et renferme une cavité en entonnoir, tapissée par un épithélium vibratile. Cette cavité s'ouvre par un orifice dans la région buccale, et c'est la forme particulière de cet orifice, ainsi que je l'ai fait remarquer plus haut, qui est caractéristique pour chaque espèce. D'un

---

(1) *Loc. cit.*, p. 334, « It is formed of two parallel folds of the lining membrane pressed close together and united at the extremities. »

(2) *Loc. cit.*, p. 338. « There can scarcely be any doubt that this is an organ of special sense; and it would appear probable that its office is to ascertain the quality of the respiratory currents, and may therefore be olfactif. »

(3) *Loc. cit.*, p. 14.

(4) *Loc. cit.*, p. 329.

(5) Ussow, *Contributions à la connaissance de l'organisation des Tuniciers.* Moscou 1876.

(6) *Jahresberichte* de Schwalbe et Hoffmann, 1876, p. 499.

(7) Nassonoff, *Anatomie des Ascidies. Molgula et Circinalium.*

autre côté, la paroi de cette cavité se continue en arrière avec le canal excréteur d'une masse glandulaire située sous le cerveau. C'est Ussow (1) qui, le premier, a démontré cette continuité ainsi que la nature glandulaire de cette masse sous-jacente au ganglion nerveux. Toutefois Hancock (2), et après lui de Lacaze-Duthiers (3) avaient déjà signalé cet organe.

De l'étude que j'ai faite de ces différents organes, il résulte que la glande sous-jacente au cerveau affecte avec celui-ci des rapports constants. Les deux organes paraissent liés l'un à l'autre à tel point que tout changement dans la position de l'un entraîne la même modification dans la situation de l'autre. C'est ce que nous avons pu constater chez les différentes espèces que nous avons examinées.

La glande est toujours placée, quelle que soit la position du ganglion, à la face inférieure de ce centre nerveux. La structure de cette glande est, ainsi que je l'ai démontré, celle d'une glande tubuleuse composée, dont les tubes glandulaires s'ouvrent dans un canal excréteur aplati, et *seulement à la face inférieure de la partie postérieure de ce canal, qui se trouve ainsi, dans cette région, transformé en un demi-canal ouvert en bas.*

Ce canal excréteur est *immédiatement* appliqué contre la face inférieure du cerveau, sans interposition de tissu conjonctif.

Tout tend à prouver que l'organe vibratile des auteurs, considéré jusqu'ici comme un organe olfactif, ne remplit nullement cette fonction.

Voyons d'abord quelles sont les données sur lesquelles s'appuient les auteurs qui se sont occupés de cette question, pour lui attribuer cette fonction olfactive.

Hancock prétend (4) que « lorsque cet organe est placé à quelque distance du centre nerveux (*Asc. mentula*), on peut généralement suivre un nerf qui se rend dans sa direction *et, dans*

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*, p. 335.
(3) *Loc. cit.*, p. 329.
(4) *Loc. cit.*, p. 335.

quelques cas, qui a l'air de lui fournir. » L'argument que donne Fol pour soutenir cette fonction olfactive de l'organe est plus singulière. « Pour s'assurer de la fonction de cet organe, dit cet auteur, il suffit d'ajouter à la goutte d'eau, dans laquelle nage une Appendiculaire, un peu de tapis noir d'un œil entré en décomposition, soigneusement broyé. Dès que les premières parcelles de pigment entrent dans le pharynx, on les voit aussi pénétrer dans la fossette nasale, et aussitôt l'animal fait entrer l'eau par ses branchies et s'enfuit (1). » J'avoue ne pas comprendre ce que cette expérience peut démontrer, au sujet de la fonction olfactive de cet organe.

D'abord, de ce que l'animal s'enfuit, dès que des particules de pigment sont introduites dans son pharynx, résulte-t-il que la sensation perçue, s'il y en a une, soit une sensation olfactive? Ne pourrait-elle pas être tout à fait différente, une sensation tactile par exemple? Ensuite, rien ne prouve, dans l'expérience de Fol, que ce soit la fossette nasale qui perçoive cette sensation; car elle n'est pas seule en contact avec les particules de tapis noir, toute la région buccale et la cavité branchiale toute entière sont aussi en contact avec elles. Rien ne prouve donc, dans cette expérience, qu'il s'agisse là d'un organe olfactif.

Quant à de Lacaze-Duthiers, il ne semble pas bien convaincu de la nature fonctionnelle de cet organe, quand il dit : « Le ganglion nerveux est tout voisin de l'organe vibratile ou de l'olfaction, la séparation anatomique de l'un et de l'autre n'offre pas de grandes difficultés, et cependant il ne m'a pas été possible de disséquer un nerf destiné à l'organe de façon à ne laisser aucun doute dans mon esprit. J'ai cru avoir trouvé le nerf, puis j'ai eu des doutes sur son existence (2). »

Enfin, Ussow représente, sur une de ses figures (3), des filets nerveux se rendant à l'organe vibratile, chez le *Doliolum Ehrenbergii.*

Quant à moi, jamais, ni sur les individus examinés par trans-

---

(1) *Loc. cit.*, p. 14.
(2) *Loc. cit.*, p. 329.
(3) *Loc. cit.*, pl. VIII, fig. 57.

parence même avec de forts grossissements, ni sur les nombreuses coupes que j'ai pratiquées, jamais je n'ai vu la moindre fibrille nerveuse se rendant à cet organe; toutefois, il passe toujours *au-dessus de l'organe* tantôt un, tantôt plusieurs filets nerveux, mais ceux-ci courent dans le tissu conjonctif avoisinant l'organe, sans jamais lui fournir la moindre fibrille nerveuse. De plus, j'ajouterai qu'il est impossible aux fibrilles nerveuses de se rendre à l'épithélium vibratile tapissant la cavité infundibuliforme; car l'étude de la structure du tubercule démontre clairement que cet épithélium repose directement sur une couche anhyste assez développée, et limitée extérieurement par une couche complète de cellules aplaties. Enfin, et je considère ce dernier argument comme ayant une grande valeur, l'épithélium de la cavité infundibuliforme est constitué d'une seule espèce de cellules cylindriques vibratiles qui, à coup sûr, ne sont pas des cellules olfactives, celles-ci, comme on sait, ayant toujours une apparence toute spéciale, facile à reconnaître.

Je crois donc que l'organe vibratile des auteurs n'a pas, comme on l'a pensé jusqu'ici, une fonction olfactive, et de plus qu'il ne peut être considéré comme un organe de sens, attendu qu'il ne renferme pas de cellules sensorielles et qu'aucun filet nerveux ne s'y rend.

Pour moi, l'organe vibratile n'est que l'embouchure élargie du canal excréteur de la glande sous-jacente au cerveau.

L'existence d'un organe vibratile chez tous les Tuniciers (Appendiculaires, Ascidies simples et composées, et Salpes), rend très probable l'existence de la glande dont il s'agit chez tous les Tuniciers.

Mais quel peut être le rôle de cette glande? Pourquoi cette embouchure si particulière et localisée dans un organe spécial, le tubercule antérieur de Savigny?

Rien, dans mes observations, ne m'autorise à émettre une opinion sur cette question.

Mais nous devons nous demander s'il existe, dans quelque autre groupe, un organe que l'on puisse considérer comme homologue de cet appareil glandulaire des Ascidies.

Les mémorables recherches de Kowalevsky (1) ont établi les affinités étroites qui relient les Tuniciers aux Vertébrés. Il est donc naturel de rechercher tout d'abord s'il n'existe pas chez les animaux de cet embranchement un organe comparable à cette glande si énormément développée chez les Ascidiens.

Tous les Vertébrés, à partir des Cyclostomes jusques et y compris les Mammifères, possèdent, pendant toute la durée de la vie, un organe glandulaire, l'hypophyse, logé dans la cavité crânienne où il se trouve intimement uni à l'infundibulum, celui-ci constituant, en partie du moins, le plancher du troisième ventricule.

De belles recherches ont été faites sur le développement de l'hypophyse par un grand nombre d'embryologistes, notamment par Lieberkühn, Rathke, W. Müller, Reichert, His, Dursy, Mihalkovics, Götte, Balfour et Kölliker, et il en résulte :

1° Que l'hypophyse, logée dans la cavité crânienne chez les Vertébrés adultes, s'ouvre chez l'embryon dans le tube digestif;

2° Que toute la glande hypophysaire se développe aux dépens d'une invagination de la cavité buccale.

Diverses opinions ont été, à la vérité, soutenues sur l'origine de cet organe. H. Rathke et Müller ont prétendu que l'hypophyse est une production épithéliale se formant aux dépens du cul-de-sac antérieur du tube digestif et provenant par conséquent de l'endoderme. Reichert et His ont soutenu qu'elle se forme aux dépens de l'extrémité de la corde dorsale modifiée; Reichert émit même une seconde manière de voir d'après laquelle l'hypophyse se formerait par hypertrophie de l'enveloppe du cerveau. Dursy enfin, essayant de concilier ces différentes opinions, avança l'idée que l'épithélium de l'hypophyse se formerait aux dépens du cul-de-sac antérieur du tube digestif et le stroma vasculaire aux dépens du nœud de la corde dorsale. Mais toutes ces idées sont renversées actuellement par les recherches de Götte chez les Batraciens, de Mihalkovics et de

(1) *Loco citato.*

Kölliker chez les Mammifères, de Balfour chez les Elasmobranches. Enfin, moi-même j'ai fait des observations sur l'origine de l'hypophyse chez le Lapin, et j'ai pu constater que l'opinion émise par Götte, Mihalkovics, Balfour et Kölliker est parfaitement exacte, et que l'hypophyse se forme aux dépens de l'épithélium de la cavité buccale, c'est-à-dire aux dépens de l'épiblaste.

3° La glande arrivée à un certain degré de développement se constitue : *a*) d'un canal excréteur; *b*) d'un ensemble de tubes glandulaires s'ouvrant dans le canal.

4° Le canal excréteur très aplati s'ouvre dans la cavité buccale, immédiatement au devant de la ligne limite entre elle et le cul-de-sac antérieur du tube digestif, par un large orifice en forme d'entonnoir.

Le canal lui-même se constitue de deux parties : une portion antérieure, dont la forme est cylindrique, très aplatie; une partie postérieure formée par un demi canal ouvert en bas, ce qui résulte, ainsi que l'ont démontré les recherches de W. Müller et de Mihalkovics, de ce que les tubes glandulaires de l'hypophyse se forment exclusivement aux dépens de la paroi inférieure et seulement dans la partie postérieure de la *poche hypophysaire*, la partie antérieure de cette poche persistant pour constituer le canal excréteur de la glande;

5° La glande proprement dite est tubuleuse composée et formée de tubes contournés dont la structure n'est pas facile à étudier. De plus elle est riche en vaisseaux sanguins;

6° Le canal excréteur de l'hypophyse est immédiatement accolé à la face inférieure du cerveau intermédiaire, *sans aucune interposition de tissu conjonctif.* Mes recherches chez le Lapin me permettent d'affirmer positivement ce fait. J'ai pu aussi constater le même fait sur des coupes d'embryons de *Anguis fragilis* et de *Lacerta muralis*, que mon ami, P. Francotte, a eu la complaissance de me laisser examiner. Kölliker et Mihalkovics admettent entre les deux organes une couche conjonctive qui n'existe pas.

Il y a donc la plus grande analogie entre l'organe glandulaire

des Ascidies et l'hypophyse, telle qu'elle existe à un moment donné du développement chez tous les Vertébrés. Mais n'y a-t-il là qu'une simple analogie ou bien est-il permis d'aller plus loin et d'affirmer une *homologie* entre les deux organes et de considérer la glande des Tuniciers comme représentant, à l'état permanent et en activité fonctionnelle, un organe embryonnaire qui n'existe plus qu'à l'état rudimentaire chez les Vertébrés?

Je n'hésite pas à répondre affirmativement à cette question.

Je me fonde pour soutenir cette opinion :

1° Sur toutes les analogies que je viens de signaler, à savoir : la position de l'organe par rapport au centre nerveux; sa communication avec la cavité buccale par un orifice élargi et par l'intermédiaire d'un canal complet dans sa partie antérieure et constituant une simple gouttière ouverte en bas dans sa partie postérieure; enfin la texture de cette glande, qui, dans les Ascidies comme chez les Vertébrés, est tubuleuse composée et riche en vaisseaux sanguins;

2° Sur les observations qui établissent que le développement des Ascidies est si semblable à son début à celui des Vertébrés, qu'il est difficile de douter de l'unité originelle des deux groupes;

3° Sur la probabilité de l'origine épiblastique de l'organe glandulaire des Ascidies.

Il résulte, en effet, des observations de Kowalevsky que de même que chez les Vertébrés, il se forme chez les Ascidies une invagination de l'épiblaste au point correspondant à la région buccale et que ce n'est que plus tard que cette invagination se met en communication avec le cul-de-sac antérieur du tube digestif, par résorption des parois. La glande s'ouvrant dans la région buccale, il est donc plus que probable que la région buccale de l'adulte n'est que l'invagination épiblastique étendue que Kowalevsky a signalée et que la glande présente elle-même une origine épiblastique.

J'ajouterai que l'état rudimentaire de l'hypophyse chez tous les Vertébrés adultes permettait de supposer que l'on trouverait cet organe à l'état permanent chez quelque type inférieur, et

qu'il était probable *à priori* que c'est chez les Tuniciers que se montrerait cet organe.

Il y aurait donc, entre l'hypophyse des Vertébrés et la glande hypophysaire des Ascidies, les mêmes rapports qu'entre le corps thyroïde des premiers et la gouttière hypobranchiale des seconds.

La circonstance que l'hypophyse paraît manquer chez l'Amphioxus, peut s'expliquer par l'énorme développement antéro-postérieur qu'a prise dans ce type la corde dorsale.

L'hypophyse devenue rudimentaire chez tous les Vertébrés aurait donc complètement disparu dans le rameau collatéral des Leptocardes, tandis qu'elle s'est partiellement maintenue chez tous les Pachycardes.

Ce n'est donc pas sans raison que j'ai cru devoir donner à cet organe glandulaire des Ascidies le nom de *glande hypophysaire*. J'eusse volontiers accepté le terme de tubercule antérieur ou celui de tubercule branchial que donnent respectivement Savigny et Hancock à l'organe saillant sur lequel se trouve l'orifice externe du canal excréteur de la glande, n'était que le qualificatif « *antérieur* » ne me paraît pas exact dans ce cas, et que celui de « *branchial* » semble indiquer que cet organe est une dépendance de l'appareil respiratoire, ainsi que le pensait d'ailleurs Hancock. J'ai cru devoir le désigner sous le nom de *tubercule hypophysaire*, indiquant par là la relation qui existe entre cet organe et l'hypophyse des Ascidies.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

1. L'orifice qui, chez les Ascidies, sert d'entrée à l'eau qui pénètre dans la cavité branchiale est l'homologue de la *bouche* des Vertébrés, et se trouve, comme cette dernière, occuper l'extrémité antérieure du corps.

2. Il règne autour de la bouche une zone circulaire limitée extérieurement par le *bourrelet péricoronal :* cette zone constitue la *région buccale*. Elle donne insertion au cercle de tentacules formant le *cercle coronal*. Cette région est très pro-

bablement l'homologue de la *cavité buccale primordiale* de l'Amphioxus.

3. Le bourrelet péricoronal est parcouru par deux *sillons* ou *gouttières péricoronales* demi-circulaires, dont les extrémités sont placées en regard l'une de l'autre, et sont séparées sur la ligne médio-ventrale par le cul-de-sac antérieur de la gouttière hypobranchiale et sur la ligne médio-dorsale par l'extrémité antérieure du raphé dorsal.

4. Le *raphé dorsal*, étendu sur la ligne médio-dorsale, depuis la limite externe de la région buccale jusqu'à l'entrée de l'œsophage, présente, dans sa partie antérieure, une gouttière, dite *gouttière épibranchiale*.

5. Les gouttières hypobranchiale, péricoronale et épibranchiale ne communiqnent pas directement l'une avec l'autre.

6. Les gouttières péricoronale et épibranchiale sont tapissées par un épithélium vibratile et ont probablement pour fonction de faire cheminer vers l'œsophage les matières alimentaires recueillies dans une masse muqueuse que secrète la gouttière hypobranchiale.

7. Le ganglion nerveux présente à considérer : une couche externe de substance grise composée exclusivement de cellules ganglionnaires unipolaires et une masse interne de substance blanche formée de fibrilles nerveuses et de petites cellules nerveuses. La névroglie fait complètement défaut.

8. Chez *Ph. venosa*, *Ph. mentula* et *Asc. scabra*, en dehors du cerveau ainsi constitué, se trouvent un assez grand nombre de cellules nerveuses unipolaires, disséminées dans le tissu conjonctif ambiant, et dont les prolongements vont se continuer avec la substance blanche du centre nerveux.

9. Il existe, chez les Ascidies, un organe glandulaire, que sa situation, ses rapports, sa texture et son origine probable m'autorisent à considérer comme l'homologue de l'hypophyse des Vertébrés. Comme celle-ci, cet organe des Ascidies est situé immédiatement sous le cerveau, et se continue par un canal excréteur, dont les caractères sont tout à fait identiques à ceux que présente le canal excréteur de l'hypophyse des Vertébrés à un moment donné de son développement. Ce canal excréteur

s'ouvre dans la région buccale par l'intermédiaire d'un entonnoir cilié, dont l'orifice se trouve placé sur un tubercule qui fait saillie dans la cavité buccale, sur la ligne médio-dorsale immédiatement en avant du bourrelet péricoronal.

On sait que l'hypophyse des Vertébrés s'ouvre aussi, à un moment donné du développement, par un orifice élargi dans la cavité buccale primordiale, dont elle ne constitue d'ailleurs qu'un diverticule de l'épithélium; en outre, de même que chez les Ascidies, cet orifice se trouve situé sur la ligne médiane et immédiatement en avant de la limite entre la cavité buccale primordiale et le cul-de-sac antérieur du tube digestif. De même que la portion glandulaire de l'hypophyse des Vertébrés, la glande hypophysaire des Ascidies est une glande tubuleuse composée, riche en vaisseaux sanguins.

Enfin, il est permis, d'après les observations de Kowalevsky, de supposer que, de même que chez les Vertébrés, l'origine de l'hypophyse des Ascidies est épiblastique.

10. Le tubercule hypophysaire n'a nullement une fonction olfactive, comme on l'a cru jusqu'aujourd'hui. En effet, il n'y aboutit aucun nerf, et on n'y trouve pas de cellules olfactives. Ce tubercule constitue tout simplement l'embouchure de la glande hypophysaire dans la cavité buccale de l'Ascidie.

11. On doit considérer la paroi du corps des Ascidies comme constituée de la même manière que celle de l'Amphioxus. Elle présente à considérer : une *peau* (épiderme et derme); une charpente conjonctivo-musculaire comprenant le tissu sous-cutané et à la face interne de laquelle se trouve appliqué l'épithélium externe de la cavité péribranchiale.

Je crois qu'il ne sera pas sans intérêt de faire un exposé de tous les termes qui ont été employés par les principaux auteurs qui se sont occupés de l'organisation des Tuniciers, pour désigner les quelques organes que j'ai étudiés chez les Ascidies. La multiplicité des noms, dont ils se sont servis pour désigner les mêmes organes, rend la compréhension de ces travaux très difficile et leur lecture souvent pénible. Je les mettrai en rapport avec les termes que j'ai cru devoir employer. J'ai résumé ces différentes dénominations dans le tableau suivant :

Division anatomique.			Division artificielle.
I. Paroi du corps	Épiderme	Manteau proprement dit	= Tunique externe = Sac cartilagineux extérieur de Savigny. Tunique extérieure de Milne-Edwards. Test ou tunique externe de Hancock. Tunique de Lacaze-Duthiers. Tunique externe de Huxley.
		Épithélium subtunical	= Tunique interne = Tunique musculeuse de Savigny. Seconde tunique de Milne-Edw. Manteau ou tunique interne de Hancock . . . . . Manteau de Lacaze-Duthiers . . = Seconde tunique de Huxley.
	Charpente conjonctivo-musculaire.		
	Épithélium péribranchial.		= Troisième tunique de Huxley.
Cavité péribranchiale			
Sac branchial	Épithélium péribranchial		
	Charpente conjonctivo-vasculaire.		= Sac branchial de Savigny. Troisième tunique de Milne-Edwards. Lining membrane de Hancock. Branchie de Lacaze-Duthiers.
	Epithélium branchial		
II. Bouche			Entrée du pharynx de Savigny. Orifice branchial de Hancock et de Lacaze-Duthiers

IV. Cercle coronal.	= Cercle coronal de Lacaze-Duthiers.
V. Bourrelet et Sillon péricoronal. . .	Sillon circonscrivant l'entrée de la cavité branchiale de Savigny. Cordon antérieur ou collier (Ascidies) de Hancock. Bandes ciliées (Salpes) de Hancock. Bandes ciliées (Salpes) de Huxley. Bande péripharyngienne (Appendiculaires et Ascidies) de Huxley. Arcs vibratiles antérieurs de H. Fol. Sillon péricoronal de Lacaze-Duthiers.
VI. Raphé dorsal.	Vaisseau antérieur de Savigny. Lame orale ou ventrale (Ascidies) de Hancock. Bande branchiale (Salpes) de Hancock et de Huxley. Bande hypopharyngienne (Ascidies) de Huxley. Sillon vibratile postérieur de H. Fol. Raphé postérieur de Lacaze-Duthiers.
VII. Tubercule hypophysaire	Tubercule antérieur de Savigny. Tubercule branchial (Ascidies) de Hancock. Languette avec fosse ciliée (Salpes) de Hancock et de Huxley. Organe de l'odorat de Fol. Organe vibratile des auteurs.

Je ne terminerai pas sans adresser publiquement mes remercîments les plus sincères et l'expression de ma reconnaissance à mon dévoué maître, M. le professeur Éd. Van Beneden, qui, après m'avoir donné l'idée d'entreprendre cette étude, n'a cessé de m'éclairer de ses savants conseils et a contribué pour une large part à l'accomplissement du présent travail.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Planche IV.

Fig. 1. *Corella parallelogramma.* — Ensemble des organes situés sur la ligne médio-dorsale, du côté de l'orifice buccal.

Fig. 2. *Ascidia scabra.* — Idem.

Fig. 3. *Phallusia venosa.* Idem. — La glande hypophysaire et le ganglion nerveux ne sont pas représentés.

Fig. 4. *Cor. parallelogramma.* — Coupe verticale et antéro-postérieure montrant la texture du tubercule hypophysaire. Ch. Cl. obj. 5. Hartn.

Planche V.

Fig. 1. *Phallusia mentula.* — Ensemble des organes situés sur la ligne médio-dorsale dans la région interosculaire.

Fig. 2. *Idem.* — Partie antérieure plus fortement grossie.

Fig. 3. *Idem.* — Le ganglion nerveux, la glande hypophysaire et son conduit excréteur, la partie postérieure du raphé-dorsal et la paroi du sac branchial.

Fig. 4. *Cor. parallelogramma.* — Figure représentant la façon dont se comportent les gouttières péricoronales au niveau du cul-de-sac antérieur de la gouttière hypobranchiale.

Planche VI.

Ph. mentula. — Coupe transversale montrant la texture du ganglion nerveux et de la glande hypophysaire. Cette coupe est pratiquée au niveau du point d'origine des deux nerfs périphériques latéraux, dont l'un, celui de gauche, est coupé à la surface, et l'autre, celui de droite, est coupé moins superficiellement. Ch. Cl. obj. 5 de Hartn.

Planche VII.

Fig. 1. *Ph. mentula.* — Coupe transversale de la portion antérieure du raphé dorsal, montrant la gouttière épibranchiale. Ch. Cl. obj. 4 de Hartn.

Fig. 2. *Idem.* — Coupe transversale du bourrelet péricoronal montrant le sillon péricoronal. Même grossissement.

Fig. 3. *Idem.* — Quelques cellules de l'épithélium vibratile de la gouttière épibranchiale. Ch. Cl. obj. 10 imm. de Hartn.

Fig. 4. *Corella parallelogramma.* — Coupe verticale et antéro-postérieure intéressant la gouttière épibranchiale, le tubercule hypophysaire, la glande hypophysaire avec son canal excréteur, et le ganglion nerveux. Ch. Cl. obj. 4. Hartn.

Fig. 5. *Ph. mentula.* — Coupe transversale montrant le canal excréteur de la glande hypophysaire entouré par l'origine du nerf périphérique inférieur. Ch. Cl. obj. 5. Hartn.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA STRUCTURE

DE

L'OVAIRE DES MAMMIFÈRES.

SECONDE PARTIE:

OVAIRE DES PRIMATES;

PAR JULES MAC LEOD,

Docteur en sciences naturelles, préparateur à l'Université de Gand.

Planche VIII et IX.

Nous avons eu l'occasion, dans le courant de l'année qui vient de s'écouler, d'examiner les ovaires d'un certain nombre de singes Catarrhinins et d'un Lémurien.

La disposition générale de la glande génitale de ces animaux, par rapport aux organes voisins (ligament large, oviducte, etc.), nous a semblé présenter quelque intérêt, d'autant plus qu'il s'agit de formes voisines de l'homme, chez lesquelles la moindre particularité anatomique mérite d'être signalée au point de vue des comparaisons possibles avec ce qui existe chez l'espèce humaine.

De plus, quelques-uns des ovaires que nous avons étudiés nous ont permis de faire des observations histologiques qui, elles aussi, ne manquent pas d'un certain intérêt.

Les espèces dont nous avons eu l'appareil reproducteur femelle entre les mains sont :

L'Orang-outang (*Pithecus satyrus)* ; l'Entelle (*Semnopithecus entellus*) ; le Patas (*Cercopithecus ruber*) ; un Macaque (*Macacus rhesus*) ; un Cynocéphale (*Cynocephalus leucofea*) ; un Maki (*Lemur* [*Nigrifrons ?*]).

Tous ces individus proviennent du jardin zoologique d'Anvers. Nous sommes heureux de saisir cette occasion pour adresser nos meilleurs remercîments à M. le professeur Kemna-Van Beers, à l'obligeance duquel nous devons ces matériaux intéressants.

Nous consacrerons un premier chapitre à la description macroscopique de l'ovaire, et de ses rapports avec les organes voisins.

Un second chapitre sera affecté à la description histologique de l'ovaire et à l'exposé des résultats que nous avons obtenus concernant le parovarium, les villosités vasculaires du ligament large, l'épithélium ovarique et les ovules.

CHAPITRE PREMIER.

RAPPORTS DE L'OVAIRE ET DE L'OVIDUCTE.

Quoique nous ayons parcouru avec soin la bibliographie de la question, nous n'avons trouvé qu'une seule indication relative à l'ovaire des quadrumanes.

Parmi les primates, l'espèce humaine est la seule dont la glande génitale femelle ait été étudiée avec quelques détails. La description macroscopique de l'ovaire de la femme a été faite d'une manière très complète par Waldeyer (11).

Cet auteur (*loc. cit.*, pl. I.) donne six figures de l'ovaire de la femme, pris à six âges différents. Il résulte de ces figures et des descriptions qui les accompagnent que (fig. 1, pl. I) :

1° L'ovaire de la femme est simplement inséré sur le ligament large, sans être en aucune façon enveloppé par lui ;

2° Les circonvolutions de l'oviducte sont peu marquées, au moins chez l'adulte;

3° L'*Ostium tubæ* se trouve situé très près de l'extrémité supérieure du pavillon ;

4° Une frange du pavillon (*fimbria ovarica*) se dirige vers l'ovaire, en longeant le bord externe du ligament large. *Le plus*

souvent, cette frange n'atteint pas l'ovaire ; il existe d'ordinaire un petit intervalle entre l'extrémité de la *fimbria ovarica* et la glande. Ce n'est que dans la minorité des cas qu'on trouve une continuité entre l'épithélium de l'ovaire et celui du pavillon.

Parmi les dix quadrumanes que nous avons étudiés, nous pouvons distinguer trois dispositions principales : La première, qui est très semblable à celle que l'on observe chez la femme, se rencontre chez l'Orang-outang. La seconde se rencontre chez l'Entelle, le Patas, le Macaque et le Cynocéphale.

La troisième existe chez le Maki.

ORANG-OUTANG.

(Fig. 2 et 2*a*) (1).

L'individu que nous avons disséqué avait à peu près atteint la moitié de sa taille. L'ovaire est plus épais du côté externe que du côté interne ; il est comprimé d'avant en arrière ; sa ligne d'insertion sur le mésovarium est un peu concave, le bord opposé est convexe; l'extrémité interne de l'ovaire est libre sur une petite distance. Sa surface est entièrement lisse (2).

La trompe, très grosse, va en s'élargissant à mesure que l'on s'approche de son orifice, comme chez la femme. Elle ne présente que peu de courbures, et peut être considérée comme formée de trois parties, à peu près égales en longueur : une première, dirigée en dehors; une seconde, moyenne, dirigée en arrière et un peu en haut ; une troisième, externe, dirigée en dehors.

L'*Ostium tubae* est situé, comme chez la femme, vers la partie supérieure du pavillon, mais un peu plus bas que chez l'espèce

---

(1) Voici ce que Mayer (I, pages 295-296) dit de l'ovaire de l'Orang : « Das » Ovarium derb, am unteren Ende frei, gelappt, gewölbt, mit feinen Graaf- « schen Follikeln besetzt. Die Fimbriae klein, ohne Bursa, das Ostium fein. »

Voici comment il s'exprime au sujet du Chimpansé : « Das Ovarium länglich, platt und glatt. Die Tuba eng. Die Fimbriae klein Kein Beutel derselben zugegen.

(2) Il existait d'un côté un petit ovaire accessoire sessile, inséré sur le ligament de l'ovaire, près de l'extrémité interne de celui-ci.

humaine. Le pavillon a la forme générale d'un triangle, il va en se retrécissant peu à peu vers le bas, et une *fimbria ovarica* peu étendue se dirige vers l'ovaire.

Chez notre individu, elle s'arrêtait à une certaine distance de celui-ci, du côté droit comme du côté gauche. On ne peut évidemment généraliser les notions déduites de l'étude d'un seul individu, car nous savons que les rapports de la frange ovarique et de l'ovaire sont variables de l'un individu à l'autre; cependant il est permis de conclure que chez l'Orang, comme chez la femme, la *fimbria ovarica* n'est pas en continuité avec l'ovaire *d'une manière constante.*

SEMNOPITHECUS, CERCOPITHECUS, MACACUS et CYNOCEPHALUS.

(Figures 3, 4, 5; figures 4*a*, 5*a*, 6*a*.)

Nous pouvons comprendre dans une même description l'ovaire de ces quatre espèces. En effet, les différences que l'on observe entre elles sont très peu importantes ; et si l'on tient compte de ce fait que nous n'avons eu à examiner qu'un seul échantillon de chaque espèce, il se pourrait bien que les différences que nous avons constatées constituent simplement des variations individuelles.

Chez toutes ces formes, l'oviducte, qui est assez grêle, présente de nombreuses ondulations : ceci rappelle ce que l'on observe chez la femme dans le jeune âge. Ces ondulations varient énormément en nombre et en importance, non seulement de l'une espèce à l'autre, mais même de l'oviducte droit à l'oviducte gauche du même individu. Il ne faut donc attacher aucune importance aux caractères qu'elles présentent. Les figures 3, 4, 5, 6 en donneront d'ailleurs une idée suffisante pour qu'il soit inutile de s'y arrêter plus longtemps.

L'orifice de la trompe ne se trouve pas, comme chez la femme et l'Orang-outang, situé près de l'extrémité supérieure du pavillon, mais beaucoup plus bas, parfois plus près de son extrémité inférieure. La place de cet orifice divise ainsi le

pavillon en deux parties : une *portion supérieure* et une *portion inférieure*. En outre, toute la portion supérieure du pavillon se replie en dedans et s'insère sur le bord d'un ligament qui la relie à l'oviducte. L'inspection des figures *4a*, *5a* et *6a* (1) rend cette disposition aisément compréhensible. Ce ligament (désigné sur toutes les figures par *l.l.*), qui relie l'oviducte au pavillon n'est autre chose qu'un prolongement du ligament large : les deux feuillets de ce ligament, après s'être écartés pour envelopper l'oviducte, s'appliquent de nouveau l'un sur l'autre au-dessus de ce dernier, jusqu'à l'insertion de la portion réfléchie (supérieure) du pavillon. D'ailleurs, ce ligament ne se trouve pas seulement au niveau de cette insertion, mais se prolonge en dedans jusqu'à l'origine de la trompe (le point *u* dans les figures).

Une disposition semblable à celle que nous venons de décrire a déjà été signalée, notamment par Waldeyer (II) chez la Vache (2), le Lapin, le Cochon d'Inde et la Chatte.

La position inférieure du pavillon, qui est ordinairement à peu près verticale, se replie en arrière et un peu en dedans, en entraînant le bord externe du ligament large sur lequel elle est insérée, et recouvre ainsi partiellement la partie externe de l'ovaire.

D'autre part, tout le système, formé : 1° par le ligament situé entre l'ovaire et la trompe ; 2° par le prolongement de ce ligament situé entre la trompe et le pavillon et 3° par la partie supérieure du pavillon, à direction horizontale ; tout ce système est entraîné par là en arrière, de manière à aider à recouvrir partiellement la portion supérieure de l'ovaire. Il se forme ainsi une capsule ovarique incomplète.

Chez les quatre formes dont il est question ici, le rapport entre l'extrémité inférieure (frange ovarique) du pavillon et

---

(1) Ces coupes sont faites de manière à comprendre à la fois l'ovaire, l'oviducte, le pavillon et le ligament large.

(2) Waldeyer, *loc. cit.*, planche I, figure 7. Nous avons trouvé une disposition semblable chez le Guépard.

l'ovaire sont bien plus étroits que chez la femme et l'Orang-outang. Chez les quatre individus examinés, il y avait toujours, du côté droit comme du côté gauche, continuité directe entre la surface de la glande génitale et celle du pavillon. Chez le Macaque (fig. 5), cette continuité a lieu sur une étendue considérable.

Chez tous, la surface de l'ovaire est parfaitement lisse; l'extrémité externe de la glande est ordinairement un peu plus épaisse que l'interne, et celle-ci est le plus souvent libre sur une petite longueur.

La portion externe de la capsule ovarique renferme, chez ces espèces, une grande masse adipeuse contenue dans son épaisseur; elle a la forme d'une pyramide triangulaire, dont la base, concave, correspond à la face externe du ligament large. Cette masse adipeuse est constante; nous la retrouverons à la même place chez le Maki.

LEMUR (NIGRIFRONS?)

L'appareil reproducteur femelle de cette espèce présente une disposition sensiblement différente de celles que nous trouvons chez le Catarrhinins. L'utérus est bicorne (comme chez tous les Lémuriens) et l'origine de l'oviducte n'est pas située au niveau de l'extrémité de chaque corne, mais un peu en dehors de celle-ci (1).

Tandis que chez les Catarrhinins, l'ovaire est attaché sur presque toute sa longueur au mésovarium, celui du Maki est libre à ses deux extrémités : l'insertion n'occupe guère que son tiers moyen. L'oviducte, assez grêle, a un trajet flexueux, et décrit une grande circonvolution à concavité tournée en dedans avant de se terminer au niveau du pavillon. Celui-ci, comme chez les animaux étudiés plus haut, présente une portion supérieure réfléchie en dedans, sur un prolongement du ligament

(1) Comme c'est d'ailleurs le cas chez presque tous les animaux à utérus bicorne.

large au dessus de l'oviducte (1), et une portion inférieure, dont l'extrémité s'insère sur l'ovaire, mais beaucoup plus en dedans que chez les formes précédentes, à égale distance des deux extrémités de la glande génitale.

Il se forme ainsi une capsule largement ouverte, il est vrai, mais beaucoup plus importante que chez les formes précédentes, et assez ample pour envelopper l'ovaire tout entier. C'est encore une fois la portion externe de l'ovaire qui est surtout cachée par cette capsule.

Nous trouvons, chez le Maki comme chez les Catarrhinins, une masse adipeuse volumineuse située à la face externe de la capsule ovarique. Cet amas de graisse était assez nettement délimité chez notre individu; il avait la forme ordinaire, c'est-à-dire celle d'une pyramide dont la base est située en dedans et le sommet fortement étiré en dehors.

Des bourrelets adipeux de ce genre ont déjà été signalés; Éd. Van Beneden (III) a décrit dans la capsule ovarique du *Vespertilio Murinus* un épaississement formé par l'interposition, entre les deux feuillets de cette capsule, d'une masse de tissu adipeux se prolongeant en arrière et en haut sous forme d'un éperon triangulaire.

Waldeyer (II) a attribué la formation de la capsule ovarique que l'on observe chez beaucoup de Mammifères à un reploiement du ligament large, causé par l'allongement du canal de Müller. Nous croyons que l'allongement de l'oviducte ne joue qu'un rôle tout à fait secondaire dans l'accroissement de cette capsule. En effet, ce conduit a souvent un trajet très flexueux, sans avoir pour cela aucune influence sur l'accroissement de la capsule. Chez le Macaque, par exemple, aussi bien que chez le semnopihèque, l'oviducte est bien plus long que chez le cercopithèque, et cependant, chez ces trois espèces, la capsule ovarique incomplète recouvre sensiblement au même degré la portion supérieure et externe de l'ovaire. Nous croyons pouvoir conclure de nos

(1) Ce ligament, au lieu de se terminer à l'origine de l'oviducte, se prolonge jusqu'au niveau du point de bifurcation des cornes de l'utérus.

observations que la formation de la capsule ovarique est en rapport :

1° Avec la position que l'*ostium tubae* occupe par rapport au pavillon de la trompe. L'orifice abdominal de l'oviducte, en débouchant vers le milieu du pavillon, oblige toute la partie supérieure de celui-ci à se replier en dedans ; il se forme de cette manière un ligament entre l'oviducte et cette portion réfléchie du pavillon.

Chez les formes où *l'ostium* est situé à la partie supérieure du pavillon (femme et Orang-outang), la portion réfléchie du pavillon manque, et la capsule ovarique n'existe pas.

2° Avec la position plus ou moins interne que la frange ovarique occupe à la surface de l'ovaire.

Ce point d'insertion, en se reportant de plus en plus en dedans, entraîne toute la portion proximale du pavillon, et l'amène à envelopper de plus en plus la partie externe de l'ovaire.

La capsule ovarique se fermerait donc, dans notre hypothèse, de dehors en dedans et, entraînant ainsi l'oviducte, obligerait celui-ci à décrire une circonvolution autour de l'ovaire. Une circonvolution de ce genre existe d'ordinaire chez les carnassiers qui ont une capsule ovarique complète ou presque complète.

Enfin, la capsule ovarique devrait, dans notre hypothèse, se fermer en dernier lieu du côté interne.

C'est ce qui a lieu chez le Chien et l'Hermine, où cette capsule présente du côté interne un petit orifice.

Les deux séries de modifications que nous venons de citer expliquent d'une manière assez satisfaisante les formes de capsules complètes ou incomplètes que l'on observe chez les carnassiers, les ruminants, les rongeurs et les primates.

Cependant, chez les insectivores d'une part, chez les Marsupiaux et les Monotrèmes de l'autre, on observe des capsules ovariques ayant une forme et des caractères entièrement différents. Nous comptons consacrer un autre travail à l'étude de ces capsules.

Nous voyons, d'après tout ce qui précède, que la femme et l'Orang-outang (sans doute aussi les autres anthropomorphes,

le Chimpanzé d'après Mayer) (I) sont, de tous les primates, ceux dont l'ovaire a le rapport le moins étroit avec l'oviducte et la position la plus indépendante. Chez ces deux espèces, la continuité entre l'épithélium ovarique et celui du pavillon est inconstante; chez l'un aussi bien que chez l'autre, il n'y a aucune trace de capsule ovarique. C'est tout au plus si l'on peut admettre, avec beaucoup de bonne volonté, une dépression du ligament large, une *fossa ovarica.*

Si l'on descend la série des primates, on trouve chez tous une continuité constante entre l'épithélium ovarique et l'épithélium tubaire; chez les Catarrhinins, il existe une ébauche de capsule ovarique; chez les Lémuriens (s'il est permis de juger d'après une espèce), cette capsule devient beaucoup plus ample et plus complète, et s'approche davantage de ce que l'on observe chez la plupart des quadrupèdes (notamment les carnassiers). Nous n'avons malheureusement eu sous les yeux aucun ovaire de Platyrrhinin.

CHAPITRE SECOND.

I. — Parovarium.

Le parovarium de la femme est constitué (Henle (IV), Luschka (V), Owen (VI), etc.) par un système de tubes logés entre les deux feuillets du ligament large, dans la partie de ce ligament qui est comprise entre l'oviducte et le mésovarium. Un tube longitudinal, parallèle à l'oviducte, et situé près de celui-ci, reçoit une série de tubes d'un calibre moindre, à trajet sensiblement vertical, n'atteignant ordinairement pas le hile de l'ovaire, vers lequel ils ont parfois une tendance à converger.

Un de ces tubes, ordinairement le plus externe, se renfle souvent à son extrémité libre, qui se détache alors de la surface du ligament large avec une partie plus ou moins longue du tube, et constitue ce que l'on a appelé l'*hydatide.*

Chez l'Orang-outang, nous avons trouvé un parovariun analogue à celui de la femme, ayant les mêmes dimensions par rapport

aux organes reproducteurs. Le tube horizontal, comme les tubes verticaux, est ondulé. Le nombre de ceux-ci est de huit environ. Il n'y avait, chez l'individu examiné, aucun autre reste du corps de Wolff, ni aucune trace d'hydatides.

Chez de grandes espèces, comme la femme et l'orang, il est facile de disséquer le parovarium. On peut enlever aisément, au moyen de ciseaux fins, l'un des deux feuillets séreux entre lesquels il se trouve compris, et étudier parfaitement tous ses rapports.

Il n'en est pas de même chez les autres formes beaucoup plus petites. Chez celles-ci, une dissection macroscopique ne donne guère de résultats. Des coupes transparentes à travers le ligament large peuvent, seules, permettre l'étude du parovarium. Nous avons trouvé cet organe chez le Patas et le Macaque, seuls parmi toutes les formes examinées (fig. 12).

Il se présente chez ces deux singes sous la forme de quelques petits tubes à direction variable, situés dans l'épaisseur du ligament large, à la même place que l'organe de Rosenmüller chez la femme. A en juger d'après nos coupes, il n'y a pas de canal horizontal.

Les canalicules du parovarium sont cylindriques, à épithélium cuboïde, à lumière centrale large.

Nous n'avons jamais trouvé aucun reste du corps de Wolff ni au niveau du hile de l'ovaire, ni dans l'épaisseur du parenchyme de celui-ci.

II. — Villosités vasculaires du ligament large.

Kehrer (XII), cité d'après Waldeyer, a décrit sur le feuillet supérieur du mesometrium de la Vache des villosités vasculaires. Waldeyer (*loc. cit.* page 13) a trouvé des formations de ce genre dans un assez grand nombre de cas.

Nous avons rencontré des villosités vasculaires chez l'Orang-outang et le Cynocéphale.

Chez l'Orang, ces productions sont au nombre d'une dizaine environ ; presque toutes sont situées à la surface de la séreuse qui enveloppe l'oviducte.

Elles ont la forme de petites massues, longues de 3 à 4millimètres environ, et épaisses de 1 1/2 millimètre au niveau du pédicule, de 1 millimètre à 1 1/2 millimètre au niveau de la partie terminale renflée. Ces villosités contiennent une anse vasculaire, dont les deux branches sont tournées en spirale l'une autour de l'autre.

On observe chez le même animal, à la surface du ligament large, au niveau de l'extrémité interne de l'ovaire, deux ou trois villosités, très fines, formées de trois ou quatre branches qui naissent séparément de la séreuse et se rejoignent à quelques millimètres au dessus de la surface de celle-ci.

Chez le Cynocéphale, il n'existe qu'une ou deux de ces villosités, placées près de l'extrémité interne de l'ovaire, sur le ligament ovarique.

Elles sont sensiblement claviformes, très grosses en proportion de leur longueur; elles mesurent 3 à 4 millimètres de long, et 2 à 3 millimètres d'épaisseur au niveau de leur partie terminale renflée.

III. — Structure générale de l'ovaire.

L'ovaire de tous les primates que nous avons examinés présente la même structure générale que la glande génitale de la femme. On y distingue une albuginée assez épaisse, existant d'une manière constante, et formée le plus souvent de trois couches de fibres conjonctives, à directions perpendiculaires entr'elles (fig. 10). Le stroma de l'ovaire est formé de tissu conjonctif ordinaire et ne présente pas la division en compartiments que l'on observe chez certaines espèces (Hermine, etc.). Il peut se diviser assez régulièrement en deux régions, une masse centrale, *médullaire*, renfermant les gros vaisseaux sanguins, et une partie périphérique, *corticale*, dans laquelle les follicules sont disposés assez régulièremont en trois couches, qui sont, en allant de la périphérie au centre : couches des follicules primordiaux, des follicules secondaires et des follicules définitifs (fig. 2*a*, 4*a*, 5*a*, 6*a*).

IV. — Epithélium ovarique.

Chez la plupart des individus examinés, il n'y avait plus de trace d'un épithélium ovarique proprement dit à la surface de la glande génitale.

Chez le Macaque seul, nous avons trouvé un épithélium ovarique véritable, qui nous a présenté quelques particularités assez intéressantes (fig. 8, 8*a*, 9, 10, 11).

Ce revêtement est d'ordinaire formé de cellules cylindriques fort allongées. Sa surface est unie, et il est assez nettement délimité du coté des tissus sous-jacents.

En certains endroits (fig. 9) ces cellules, en s'abaissant de plus en plus, deviennent cuboïdes, puis finalement aplaties pavimenteuses. Une transition semblable entre un épithélium véritable (par la forme) et un endothélium à la surface de l'ovaire a été signalée par Éd. Van Beneden (III) chez certains Cheiroptères et chez le Lapin. Comme l'a déjà fait remarquer l'auteur que nous venons de citer (1), une disposition semblable indique que la distinction entre la notion d'épithélium et celle d'endothélium est peu nette, en particulier pour le cas de l'ovaire.

Nous n'avons trouvé dans l'épithélium ovarique du Macaque aucune cellule qui pût être interprêtée comme ovule primordial. Par contre, nous avons rencontré un grand nombre d'invaginations de cet épithélium.

Cette particularité présente un intérêt d'autant plus consi-

---

(1) *Arch. de Biol.*, t. I, p. 497 : « Les faits que je viens de signaler viennent diminuer encore la valeur anatomique de la distinction établie par His entre épithélium et endothélium. Le beau travail de Neumann, en démontrant chez la Grenouille l'identité originelle des ilots cylindriques vibratiles et des cellules endothéliales du péritoine, en établissant qu'un épithélium cylindrique peut se transformer en un endothélium plat et vice-versâ, a enlevé toute importance principielle à la classification de His. Semper a prouvé que l'épithélium superficiel du testicule peut se transformer en un endothélium sans perdre ses vertus germinatives. »

dérable qu'il s'agit d'un individu complètement adulte, et même, pour autant que l'on pouvait en juger, assez âgé.

Nos figures 10 et 11 représentent quelques-unes de ces formations. On voit sous l'épithélium une albuginée épaisse (fig. II), mesurant en moyenne 40 μ. d'épaisseur, et formée de trois couches de fibres conjonctives, à directions perpendiculaires entre elles. L'épithélium envoie dans l'épaisseur de cette albuginée des bourgeons pleins, dirigés parallèlement ou obliquement par rapport à la surface. Quelques-unes de ces invaginations traversent presque toute l'albuginée. Nous n'y avons jamais vu aucune cellule qui ressemblât à un ovule primordial.

Le nombre de ces invaginations était considérable chez l'individu examiné ; nous en avons compté en moyenne une quinzaine parfaitement caractérisées sur le pourtour d'une coupe transversale complète de l'ovaire. Certaines coupes, moins favorisées sous ce rapport, ne présentaient que quatre ou cinq de ces invaginations sur leur pourtour.

Des productions de ce genre ont été rarement décrites chez des mammifères adultes. Koster (VII) a observé chez des femmes de 32 et 37 ans, mortes peu après un accouchement, et chez des jeunes filles de 16 et 17 ans, des prolongements de l'épithélium engagés dans les tissus sous-jacents. A l'extrémité de ces bourgeons se trouvaient des œufs primordiaux situés au milieu des cellules épithéliales. Nous n'avons pu répéter cette dernière observation. Nous avons trouvé des follicules primordiaux dans le voisinage immédiat de l'extrémité des bourgeons épithéliaux, sans que nous ayons pu constater de relation entre eux.

Outre les productions que nous venons de citer, l'épithélium ovarique de notre Macaque présente encore de nombreux replis, qui sont représentés figures 8, 8*a* et 10. Ces replis sont très rapprochés les uns des autres, et ont un développement très varié, comme on peut s'en assurer par l'inspection des figures.

Ces replis et les invaginations dont nous avons parlé plus haut semblent être des productions de même nature, et sont

reliés entre eux par des états intermédiaires. Il est probable que ce que nous avons appelé replis ne sont autre chose que des invaginations au début de leur développement.

Il n'est peut-être pas inutile de faire observer que l'ovaire qui nous a présenté les particularités dont on vient de lire la description, renfermait un corps jaune entièrement développé.

V. — Ovules.

Zona pellucida. — Waldeyer a observé que, chez le lapin, la *zona pellucida* se compose de deux couches ; une externe que nous appellerons avec Éd. Van Beneden, *couche granulée externe*, et une interne que cet auteur désigne sous le nom de *couche radiée ou striée.* Balfour (VIII) a également observé cette disposition ; il considère la couche granulée comme un reste de la membrane vitelline. Waldeyer (II), au contraire, la regarde comme un produit des cellules granuleuses.

Le professeur Éd. Van Beneden (III, X et XI) a décrit et figuré les deux couches de la zone pellucide chez le lapin et des cheiroptères (*Rhinolophus ferrum-equinum*) etc. L'externe ne se présente qu'autour d'ovules mûrs ou presque mûrs, soit encore situés dans l'ovaire, soit déjà engagés dans l'oviducte. D'après cet auteur (III, p. 514), deux hypothèses entre lesquelles il est jusqu'ici impossible de se prononcer peuvent rendre compte de la formation de la couche granulée : elle est, ou bien un produit de différenciation de la couche externe de la zone pellucide, ou bien un produit de formation des cellules du disque proligère.

Le fait que cette couche ne se forme qu'après l'existence de la couche radiée, ne permet d'admettre ni l'opinion de Balfour rapportée plus haut, ni l'idée de Waldeyer, d'après laquelle la couche radiée serait un produit de modification de la couche granulée.

Chez tous les primates que nous avons examinés, la couche

granuleuse a une épaisseur considérable ; voici quelques mensurations qui en donneront une idée :

Maki.	Ovule (diam. vitellus) 35 μ.	Zone radiée 3 μ.	Zone granulée.	0.
—	— (—) 65 μ.	— 9 μ.	—	9 μ.
Cynocéphale . .	— (—) 47 μ.	— 6 μ.	—	6-9 μ.
Semnopithèque.	— (—) 70 μ	— 6 μ.	—	3-4 μ.

Chez tous les ovules d'un certain âge, la division en zone radiée et zone granulée peut être observée.

Nous n'avons jamais vu d'une manière certaine des pores dans la zone radiée ; par contre, une striation concentrique ordinairement très nette semble diviser la membrane pellucide en diverses couches ; les parties les plus internes absorbent toujours beaucoup plus les matières tinctoriales (carmin, éosine, hématoxyline etc.) que les parties externes. Il existe un passage gradué entre la couche striée et la couche granulée, et la limite entre celle-ci et la substance des cellules du cumulus proligère est fort difficile à indiquer.

Vitellus. — Nous n'avons pas l'intention de nous étendre longuement sur la structure de l'ovule. Nous nous contenterons de rapporter quelques observations que nous avons faites chez les primates.

Chez le Maki examiné par nous, tous les ovules contenus à l'intérieur des follicules secondaires ou définitifs présentent à leur périphérie une couche densément granuleuse, mesurant à peu près en épaisseur un huitième à un dixième du diamètre total de l'ovule.

Cette couche périphériqne, qui absorbe beaucoup plus les matières colorantes que le reste de l'ovule, est parfois nettement limitée du côté interne (fig. 13, ovule de droite); d'autres fois, cette délimitation interne est plus vague (id. ovule gauche). Beaucoup de ces ovules sont comme retractés à l'intérieur de la *zona pellucida* (1), sans avoir perdu pour cela leur forme

(1) Ceci peut tenir au réactif employé. (Liq. de Müller.)

sphérique ni leurs contours réguliers; d'autres fois ils remplissent entièrement la zone pellucide, et dans les deux cas la zone périphérique existe avec les mêmes caractères.

Quelques ovules isolés dans l'ovaire d'autres espèces (Orang, Macaque, etc.) nous ont présenté la même particularité. Les matériaux que nous avons eus entre les mains, ayant été traités par la liqueur de Müller, ne présentaient par conséquent pas toutes les garanties désirables de bonne conservation; toutefois la constance de la particularité dont nous venons de parler et sa grande netteté nous ont engagé à lui consacrer ces quelques lignes.

Pflüger, Éd. Van Beneden (III fig. 19, 20 et 21 de la pl. XXII.) et d'autres auteurs ont décrit dans l'œuf des mammifères plusieurs couches de composition différente. Van Beneden notamment en distingue trois : *masse médullaire, couche intermédiaire* et *couche corticale* du vitellus. D'après Pflüger (XI), il y aurait un vitellus *interne* et un *vitellus externe* beaucoup plus fortement granuleux chez les petits ovules. Il est plus que probable que les images que nous avons observées sont en rapport avec cette division de l'ovule en zones. Mais l'insuffisance des réactifs employés ne nous permet pas d'attacher une grande importance à cette observation.

LISTE DES OUVRAGES CITÉS DANS LE COURS DE CE TRAVAIL.

I. Dr Mayer, *Zur Anatomie des Orang-Utang und des Chimpanse.* Bonn, 1856.

II. Waldeyer, *Eierstock und Ei.* Leipzig, 1870.

III. Éd. Van Beneden, *Contribution à la connaissance de l'ovaire des Mammifères*, Arch. de Biologie, t. I, 1880, p. 475.

IV. Henle, *Handbuch der Anatomie des Menschen.*

V. Luschka, *Id., id.*

VI. Owen, *Comparative anatomy of vertebrates*, vol. III.

VII. Koster, *Onderzoek omtrent de vorming van eieren in het ova-*

rium der Zoogdieren. MEDED. DER KON. ACAD. DER WETENSCHAPPEN, 2de reeks, deel III, 1868.

VIII. BALFOUR, *On the structure and development of vertebrate ovary.*

IX. ÉD. VAN BENEDEN, *Recherches sur l'embryologie des Mammifères. — La formation des feuillets chez le Lapin.* ARCH. DE BIOL., t. I, p. 136.

X. ÉD. VAN BENEDEN et CH JULIN, *Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les Cheiroptères.* ARCH. DE BIOL., 1880, p. 551.

XI. PFLÜGER, *Die Eierstöeke der Säugethiere und des Menschen.* Leipzig, 1863.

XII. KEHRER, *Ueber den Pank'schen Tubo-ovarialen Bandapparat u. s. w.* HENLE UND PFLÜGER 's ZEITSCHRIFT FÜR RATIONELLE MEDICIN. 3 Reihe, Bd. 20, 1863. (Cité d'après Waldeyer, *loc. cit.*)

EXPLICATION DES PLANCHES.

N. B. Dans toutes les figures, les lettres suivantes conservent la même signification.

o. = Ovaire.
lo. = Ligament de l'ovaire.
t. = Oviducte.
p. = Pavillon.
ll. = Ligament large.
v. = Vaisseaux sanguins.
lp. = Ligament reliant le pavillon à l'oviducte.
u. = Origine de l'oviducte.
ad. = Bourrelet adipeux contenu dans l'épaisseur de la capsule ovarique.

Fig. 1. Ovaire de la femme (jeune fille de 19 ans, d'après Waldeyer, *loc. cit.*, pl. I, fig. 4), *x*, limite de l'épithélium ovarique.

Fig. 2. Ovaire d'un Orang-outang à moitié adulte environ. L'ovaire a été déjeté vers le bas, — *w*, villosités vasculaires; — *or*, organe de Rosenmüller.

Fig. 2*a*. Coupe transversale de l'ovaire de l'Orang-outang. L'ovaire contient des follicules de De Graaf à divers états de développement, des vaisseaux sanguins et *f'*, follicules en voie d'atrésie.

Fig. 3 et fig. 4. Ovaires du *Semnopithecus entellus* et du *Cercopithecus ruber*, vus par devant. L'ovaire, le ligament de l'ovaire et le pavillon sont en grande partie cachés. A gauche de l'orifice de la trompe (*ot*) s'étend la portion supérieure du pavillon ; la portion inférieure est presque entièrement cachée. Le ligament (*lp*) reliant la portion supérieure du pavillon à l'oviducte s'étend en dedans jusqu'à l'origine de celui-ci (*u*).

Fig. 4*a*. Section transversale de l'ovaire du *Cercopithecus ruber* (fait suivant la ligne *ss* de la figure 4).

Fig. 5. Ovaire du *Macacus rhesus*, examiné par la face postérieure. Une portion de l'oviducte est supposée vue par transparence à travers l'ovaire. On peut se rendre parfaitement compte de la forme du pavillon, formé d'une partie horizontale interne par rapport à l'*ostium tubae*, et d'une partie verticale inférieure par rapport à cet orifice.

Fig. 5*a*. Coupe transversale de l'ovaire du Macaque, *cl*. corps jaune.

Fig. 6. Oviducte de Cynocéphale, vu par devant. L'ovaire et la portion inférieure du pavillon sont entièrement cachés.

Fig. 6*a*. Coupe transversale de l'ovaire du Cynocéphale, faite de la même manière que celle qui est représentée fig. 4*a fg*., follicule de De Graaf dont le contenu est tombé.

Fig. 7. Ovaire du *Lemur* (*nigrifrons*?) examiné par la face postérieure. *ut*, corne de l'utérus. (La capsule ovarique incomplète est beaucoup plus ample que chez les formes précédentes.)

Fig. 8 et fig. 8*a*. Épithélium ovarique du Macaque, avec replis. La ligne *ss* de la fig. 8 indique le sens suivant lequel la coupe représentée fig. 8*a* a été faite.

Fig. 9. Épithélium ovarique du même : transition entre l'épithélium cylindrique et les cellules plates.

Fig. 10. Id., id, *r* replis ; *i* invagination ; *i'*, portion d'une invagination séparée de la surface (par un hasard de la coupe?) *fg*. jeune follicule de De Graaf. A. Albuginée, formée de trois couches, dont la moyenne a des fibres dirigées perpendiculairement au sens qu'elles occupent dans les deux autres. *S* stroma de l'ovaire.

Fig. 11. Id., id., *i* invagination ; *i'*, id. coupée transversalement ; *e* renflement terminal.

Fig. 12. Canalicule de l'organe de Rosenmüller du Cercopithèque.

Fig. 13. 2 ovules du *Lemur nigrifrons*, *œ* couche périphérique du vitellus, fortement granuleuse. La zone pellucide est divisée en *zr* zone stradiée à striation concentrique et *zp* zone ponctuée ; sur cette dernière s'insèrent les cellules *cp* du *cumulus proliger*. L'ovule de droite a subi un retrait.

SUR

L'APPAREIL EXCRÉTEUR

DES

TURBELLARIÉS RHABDOCŒLES ET DENDROCŒLES;

Par P. FRANCOTTE.

(Travail du laboratoire d'anatomie comparée de l'Université de Liége.)

On connaissait peu, jusque dans ces derniers temps, les origines des canaux excréteurs chez les Platodes.

Dans un travail récent, J. Fraipont (1) a prouvé que, chez les Trématodes adultes aussi bien que chez divers Cestodes, les dernières ramifications de l'appareil excréteur aboutissent à des entonnoirs ciliés; ceux-ci sont en communication par un orifice avec des espaces lacunaires qu'il considère comme représentant virtuellement la cavité générale des corps.

Cette conclusion est importante, attendu qu'elle démontre que ni les Trématodes ni les Cestodes ne sont des vers acœlomates dans le sens que Haeckel (2) a attribué à ce mot. Il y avait lieu, dès lors, de se demander s'il existe réellement des vers

---

(1) Fraipont, *Arch. de Biologie*, t. I, fasc. III.

(2) Hæckel, *Die Gastræa-Theorie.*

acœlomates. Il était important de rechercher si les mêmes dispositions existent chez les Turbellariés Rhabdocœles et Dendrocœles. J'ai entrepris, dans ce but, des études qui m'ont conduit à quelques résultats que je crois utile de consigner dès à présent.

Je ne m'occuperai, dans cette première communication, que de l'appareil excréteur d'un *Derostomum* que je trouve en abondance dans un petit ruisseau à Andenne, vivant de compagnie avec le *Tubifex rivulorum* dont il fait sa nourriture.

Cette espèce me paraît distincte du *Derostomum unipunctatum* d'Oersted (1), la seule espèce du genre actuellement connue. Je me réserve d'en donner ultérieurement une description complète.

Déjà O. Schmidt (2) a signalé la présence de vaisseaux aquifères chez le *Derostomum unipunctatum*. Le même auteur a trouvé ce même appareil chez plusieurs autres espèces de Rhabdocœles, entre autres chez plusieurs *Mesostomum* et chez le *Prostomum lineare*. Le système dit aquifère de cette dernière espèce a été ultérieurement étudié et partiellement décrit par Hallez (3).

Max Schultze (4) signala, sous le nom de canaux aquifères, le même système chez le *Prorhynchus stagnalis* ainsi que chez d'autres Rhabdocœles.

Schneider (5) a vu chez le *Mesostomum Ehrenbergii* des organes infundibuliformes, se rattachant à l'appareil excréteur, dans lesquels se trouvait inséré un long fouet vibratile; mais il n'a pas vu de communication entre ces appendices et le tissu ambiant.

---

(1) Oersted, *Entwurf einer system. Einth.*, 1844.

(2) O. Schmidt, *Die Rhabdocœlen Studelwürmer des süssen Wassers.* Jena, 1848.

(3) Hallez, *Arch. de zool. exp.*, vol. II, pp. 569 et suiv.

(4) Max-Schultze, *Beiträge zur Naturgeschichte des Turbellarien.* Greifswald, 1851.

(5) Ant. Schneider, *Untersuchungen über Plathelminthen*, p. 29, 1873.

Chez les Dendrocœles, l'appareil excréteur a été signalé :

1° Par Dugès (1), chez les Planaires d'eau douce et chez les Trémellaires;

2° Par O. Schmidt (2), chez la *Cercira hastata;*

3° Par Moseley (3), chez les *Dendrocœlum*, la *Leptoplana tremellaris* et les planaires terrestres;

4° Par Kennel (4), chez les *Dendrocœlum* et les *Planaria.*

Toutefois, Hallez (5) nie l'existence de cet appareil excréteur chez les Dendrocœles. J'ai constaté, de la façon la plus évidente, que ce système existe chez la Planaire blanche; j'y ai vu les lobules vibratiles signalés par d'autres auteurs.

Quant aux Némertiens, leur appareil excréteur a été décrit par Max Schultze (6) dans le genre *Tetrastemma.* Hubrecht (7) a confirmé ces observations et l'a découvert chez les *Lineus* et les *Meckelia;* enfin, Kennel (8) a trouvé les mêmes canaux chez un certain nombre de Némertiens.

L'appareil excréteur du *Derostomum* que j'étudie est formé de deux canaux principaux placés longitudinalement de chaque côté de la ligne médiane; ils se réunissent en avant pour former une anse immédiatement au-dessus du bulbe pharyngien; les branches internes des deux anses sont en communication par une branche transversale au milieu de laquelle se trouve l'orifice externe de tout le système aquifère. Vers le tiers antérieur, vis-à-vis des organes sexuels, on voit de chaque côté ces vais-

---

(1) Dugès, *Recherches sur l'organisation et les mœurs des Planariées,* Ann. scient. nat., t. XV.

(2) O. Schmidt, *Die Rhabdocœlen, etc.* Iena, 1848. — *Zeit. für wiss. Zool.*, p. 17, 1862.

(3) Moseley, *On the Anatomy and Histologie of the land. Planarians of Ceylan.*

(4) Kennel, *Beiträge zur Kenntniss der Nemertinen.* Arb. aus dem Zool. Zoot. Inst. in Würzburg, 1878.

(5) Hallez, *Contribution à l'hist. nat. des Turbellariés,* p. 23, Lille, 1879.

(6) Max Schultze, *Loc. cit.*

(7) Hubrecht, *Aanteekeningen over de Anatomie der Nemertinen*, 1874.

(8) Kennel, *Loc. cit.*

seaux se réunir et s'entortiller sur eux-mêmes. Postérieurement, ces deux canaux se réunissent encore en se pelotonnant de nouveau, de façon à former un véritable glomérule. Dans l'intérieur de chacun de ces canaux, on trouve jusqu'à trente flammes vibratiles dans la longueur du corps.

Les deux paires de canaux sont en communication avec un système de vaisseaux beaucoup plus fins, s'anastomosant dans tout le corps de façon à former un réseau à mailles irrégulièrement polygonales. C'est dans la partie antérieure, sur les côtés et vers la partie postérieure du corps que ces canalicules réticulés se découvrent le mieux. Sur des animaux nouvellement pris au ruisseau, il est impossible de rien apercevoir; l'observation des gros troncs est même difficile alors. Le tube digestif, gorgé de nourriture et surtout le grand développement des deutoplasmigènes rendent l'animal complètement opaque.

Privé d'aliment pendant quelque temps, il devient suffisamment transparent pour permettre les observations. Sur des individus très jeunes, non encore sexués, alors que les deutoplasmigènes sont à l'état rudimentaire, l'étude est possible immédiatement après sa capture; mais là encore des difficultés se présentent; c'est d'abord la grande ténuité des différentes parties du système que nous étudions; ensuite, la grande délicatesse des tissus qui fait que la moindre pression de la lamelle à recouvrir détruit immédiatement l'animal. C'est là un inconvénient qui se présente, il est vrai, chez l'individu adulte, mais à un degré beaucoup moindre. Des canalicules réticulés, comme aussi des troncs principaux, partent des branches plus ténues encore qui se terminent enfin en se renflant légèrement en massues.

Je n'ai jamais constaté de vibration dans ces entonnoirs terminaux comme cela s'observe chez les Cestodes et les Trématodes et comme Ant. Schneider l'a observé chez le *Mesostomum Ehrenbergii.*

Tout ce système de canaux est rempli d'un liquide clair charriant des corpuscules peu nombreux, mais identiques à ceux que

je trouve dans les espaces lymphatiques, dont il sera question plus loin.

O. Schmidt avait déjà figuré les gros canaux du *Derostomum unipunctatum*. Il en a vu les deux anses latérales; mais la branche transverse qui réunit les deux troncs internes des anses lui a échappé. Il n'a donc pas vu l'ouverture externe du système, qui se trouve sur le trajet de cette branche. Il n'a pas découvert la réunion postérieure des deux troncs latéraux d'un même côté. Quant au réticulum, aux fins canalicules qui en partent et aux dilatations qui les terminent, ils n'ont été signalés par aucun des auteurs qui se sont occupés de l'organisation des Rhabdocœles. Les gros troncs paraissent formés d'une paroi anhyste extrêmement ténue; elle paraît très finement ponctuée. Tous les réactifs en usage dans les laboratoires ont été employés dans l'espoir de déceler une structure dans cette membrane; dès qu'on les met en contact avec eux l'animal se rétracte, et il devient alors impossible de retrouver aucune trace du système aquifère; sur des individus entiers, vus par tranparence et traités par les réactifs, comme aussi sur un nombre considérable de coupes transversales et longitudinales que j'ai faites, je n'ai pu découvrir la moindre trace de ces vaisseaux, même sur les spécimens les mieux conservés.

Le diamètre des troncs principaux varie considérablement d'un moment à l'autre; ils présentent des étranglements et de grandes dilatations variqueuses qui changent de place, se portant d'arrière en avant, comme si une grande quantité de liquide refluait tout à coup de la partie postérieure vers la partie antérieure; puis les canaux reprennent leur diamètre normal pendant quelques moments.

L'animal est-il inquiété par le mouvement du couvre-objet ou par une pression trop forte, aussitôt tout disparaît; des vaisseaux aquifères, on ne retrouve plus rien. Dans tout le corps, on trouve des lacunes remplies de corpuscules très-petits, semblables à ceux que l'on trouve dans les canaux excréteurs; un grand nombre de canalicules très ténus, sans parois propres, réunissent entre elles ces lacunes; souvent ces canalicules

sont juste assez larges pour y laisser passer un corpuscule, de telle sorte qu'on voit d'une lacune à l'autre des traînées de corpuscules alignés en une rangée unique. Ces espaces et les canalicules qui les réunissent entre eux forment un réseau à larges mailles traversant le parenchyme conjonctif de l'organisme (fig. 2).

C'est dans la partie antérieure, entre le bulbe et l'extrémité du corps, que ces lacunes sont les plus étendues; c'est là aussi que l'on peut le mieux étudier les mouvements des corpuscules qui se transportent lentement d'une lacune à l'autre.

Quels sont les rapports de ce système de lacunes avec les canaux aquifères? Les extrémités renflées des tubes fins du système aquifère communiquent par des orifices avec les petits espaces lymphatiques qui les entourent; j'ai vu en effet les corpuscules déjà signalés dans le système aquifère passer par ces orifices, s'engager dans les canalicules terminaux de l'appareil excréteur. On peut suivre la communication de ces dernières lacunes par de minces canalicules avec le réseau lymphatique que nous avons décrit plus haut.

Il résulte de ces observations que, chez le Derostomum, de même que chez les Trématodes et les Cestodes, les origines de l'appareil urinaire consistent dans des dilatations terminales ouvertes; celles-ci communiquent avec des lacunes lymphatiques siégeant dans le tissu conjonctif. Notre conclusion est conforme à l'opinion émise par Graaf, qui signale aussi parmi les Turbellariés des espèces munies d'un cœlome rudimentaire contenant un liquide périentérique.

Nous avons entrepris ce travail sur le conseil de M. le professeur Éd. Van Beneden, notre maître; qu'il reçoive ici nos remercîments pour la direction qu'il a bien voulu nous donner dans le cours de nos recherches.

EXPLICATION DE LA PLANCHE X.

—

a = fente buccale.
b = orifice externe du système aquifère.
c = orifices des extrémités en entonnoir.
f = flammes vibratiles dans les canaux latéraux de premier ordre.
l = espaces lymphatiques.
m = canalicules qui les réunissent.

RECHERCHES

SUR

LA FISTULE PÉRICARDIQUE

CHEZ LE LAPIN.

LIGATURE DES VAISSEAUX DE LA BASE DU COEUR
PENDANT LA RESPIRATION NATURELLE.
ÉVALUATION DE LA QUANTITÉ DE SANG CONTENUE DANS LES POUMONS;

PAR

Paul HEGER et Émile SPEHL.

(Planche XI.)

L'étude de la circulation pulmonaire a fréquemment préoccupé les physiologistes, surtout depuis dix ans; cependant on peut affirmer que jusqu'à ce jour il n'a pas été possible de déterminer avec suffisante précision l'influence réelle des mouvements respiratoires sur la quantité de sang qui se trouve dans les poumons.

C'est qu'en effet le réseau vasculaire qui part du ventricule droit pour aboutir à l'oreillette gauche du cœur, est presque inaccessible à l'observation directe ; on peut, chez les Batraciens, faire hernier le poumon et l'inspecter au microscope; mais alors même que l'on procède à cette expérience avec les soins minutieux que recommande Holmgren(1), on ne peut jamais avoir sous

---

(1) Holmgren, 1874, *Methode zur Beobachtung des Kreislaufes in der Froschlunge.* Ludwig's Festgabe, Seite XXXIII.

les yeux qu'un poumon distendu par insufflation d'air dans la trachée ; abandonné à lui-même quand la poitrine est ouverte, le poumon obéit à son élasticité et se dérobe complètement à l'observation.

Tous les expérimentateurs se sont donc trouvés jusqu'ici dans cette alternative : ou bien dans leurs recherches ils respectent la cage thoracique, maintiennent le vide pleural, et, dans ce cas, ils ne peuvent espérer que des renseignements indirects et incomplets sur les phénomènes particuliers de la circulation pulmonaire; ou bien ils ouvrent le thorax, ont recours à la respiration artificielle et commettent la faute de comparer les effets de cette dernière à ceux de la respiration naturelle.

Pour éviter toute erreur il faudrait pouvoir expérimenter sur les poumons sans interrompre un seul instant la respiration normale; ce *desideratum* a longtemps paru irréalisable et c'est pourquoi l'on a cherché à imiter le mécanisme de la respiration en soumettant au vide des poumons isolés traversés par du sang défibriné. Dans ce but ont été construits différents appareils (Lungenkasten) destinés à remplacer la cage thoracique et à placer les poumons dans des conditions analogues à celles où ils se trouvent pendant la vie; la méthode suivie en premier lieu par MM. Quincke et Pleiffer (1) fut adoptée par tous les physiologistes qui, à leur exemple, admirent que la perméabilité des poumons, pour le sang aussi bien que pour l'air, dépend des pressions exercées à la surface alvéolaire et à la surface pleurale de ces organes. Les expériences faites au moyen de la Lungenkasten sont assez connues pour que nous puissions nous dispenser de les décrire ici, et d'ailleurs elles ont été résumées, à différentes reprises, par l'un de nous (2). Le seul point sur lequel il nous importe aujourd'hui de fixer l'attention du lecteur, est celui-ci : *le procédé de circulation artificielle n'a été imaginé et mis en usage que parce qu'il paraissait impossible de recourir à l'examen direct de la circulation du sang dans les poumons des*

---

(1) *Archiv. für Anatomie,* 1871, p. 90.

(2) Heger, *Expériences sur la circulation du sang dans des organes isolés.* Bruxelles, 1873.

Mammifères. Que la Lungenkasten fût un appareil défectueux, exposant les poumons à des influences défavorables telles que l'isolement et le froid (sans parler du maniement toujours nuisible d'un organe aussi délicat), personne ne l'a jamais mis en doute; mais il fallait bien recourir à cet appareil puisque sa disposition ingénieuse permettait seule de reproduire le mécanisme complexe de la respiration naturelle. Pour améliorer le procédé primitif, on fit de nombreuses tentatives dont la plupart se proposaient de régulariser l'afflux sanguin en imitant les variations de pression du ventricule droit.

Le cœur et les poumons sont en connexion si directe, leurs rapports sont si intimes et si complexes qu'il devait être réellement impossible de reproduire en dehors du corps toutes les influences réciproques qui s'exercent entre ces deux organes; aussi les expérimentateurs se trouvèrent-ils bientôt divisés, et ce, au grand détriment de la question qu'ils espéraient résoudre : les uns, comparant le cœur à un réservoir passif à parois dilatables, se préoccupèrent beaucoup de l'influence du vide sur la systole ventriculaire et sur la diastole de l'artère pulmonaire; les autres, tenant compte de l'afflux sanguin que le vide thoracique détermine vers le cœur, envisagèrent la question à un tout autre point de vue; ainsi prirent naissance deux opinions qui comptent un nombre à peu près égal de partisans convaincus, et pourtant opposés : pour Quincke et Pfeiffer et pour tous les partisans de leur théorie, l'inspiration naturelle ne favorise pas le passage du sang à travers le réseau pulmonaire : elle affaiblit l'effort systolique du cœur et diminue par conséquent la quantité de sang qui se trouve dans les poumons. Pour tous ceux qui ne partagent pas cette manière de voir (et nous croyons être les premiers qui l'avons combattue), l'inspiration, tout en diminuant la force du ventricule, favorise en somme la circulation pulmonaire et, *dans la respiration naturelle, c'est au moment où les poumons contiennent le plus d'air qu'ils contiennent aussi le plus de sang* (1).

---

(1) Pour le développement de cette théorie, voir *Les lois de la circulation pulmonaire,* dans ma thèse, 1875, p. 54, et les expériences complémentaires, dans mon dernier travail (ANNALES DE L'UNIVERSITÉ), 1880, p. 117.

Il ne s'agit pas ici d'un simple problème de mécanique dont l'intérêt serait purement abstrait, la question qui s'agite est de la plus haute importance au point de vue de la pratique médicale et il faut absolument qu'une solution définitive lui soit donnée : y renoncer, ce serait vouloir appliquer en aveugle ces méthodes ingénieuses de traitement par les atmosphères à pression variable, auxquelles les récents travaux de Paul Bert viennent d'assurer une nouvelle valeur; d'ailleurs tout ce qui se rapporte aux fonctions cardio-pulmonaires si souvent altérées dans l'état morbide, mérite de fixer l'attention des praticiens.

Nous proposons aujourd'hui un procédé nouveau d'expérimentation qui, nous osons l'espérer, permettra de résoudre définitivement la question en litige; à l'exposé du procédé nous joindrons le résultat des premières expériences faites sur les poumons du lapin dans le but d'établir l'influence exercée sur la circulation pulmonaire par la respiration naturelle, ainsi que par les insufflations trachéales.

La circulation pulmonaire, chez tous les Mammifères, est-elle réellement aussi inaccessible que les physiologistes l'ont pensé jusqu'ici ? Ne peut-on, sans compromettre la respiration naturelle, chez le Lapin, procéder à l'ouverture du thorax dans des limites largement suffisantes pour permettre d'explorer ce qui se passe dans les poumons? Nous n'aurions jamais peut-être songé à nous poser ces questions si, dans le courant de l'année dernière, pendant que nous nous livrions à des recherches par le procédé habituel de la Lungenkasten, l'un de ceux qui nous assistaient (1) ne nous avait fait remarquer certain passage de Claude-Bernard conçu dans les termes suivants : ... « Nous avons pu, sans enta- » mer la plèvre pulmonaire, pratiquer une ouverture, une sorte » de fenêtre par laquelle on pouvait suivre les mouvements du » poumon (2). » Il s'agit, dans ce passage, de la plèvre pulmo-

(1) Le docteur V. Jacques, aujourd'hui agrégé à l'Université.

(2) Claude-Bernard, *Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux*, t. II, p. 367.

naire seulement, et apparemment la fenêtre a été pratiquée sur les côtés du thorax, en respectant le feuillet pariétal dont la transparence permet d'observer directement les mouvements des poumons; mais Claude-Bernard, un peu plus loin, remarque cependant qu'il a pu, chez le Lapin, ouvrir le médiastin antérieur sans interrompre la respiration naturelle.

Cette affirmation nous amena à entreprendre quelques expériences préliminaires dans cette direction : ayant incisé le sternum, par un trait de scie sur la ligne médiane, chez un petit lapin, nous constatâmes que cette ouverture du médiastin antérieur, même quand on la maintenait béante, ne gênait pas notablement la respiration naturelle. A diverses reprises il nous fut possible d'enlever totalement la portion moyenne du sternum, avec les précautions voulues pour éviter l'hémorragie, et jamais il ne fut nécessaire de pratiquer la respiration artificielle pour conserver l'animal en vie.

Ce fait se comprend aisément, lorsque l'on réfléchit à la disposition de la plèvre à ce niveau : la résection partielle du sternum ouvre une cavité intermédiaire dont la paroi antérieure est seule lésée pendant l'opération; si l'on y met tant soit peu de prudence, la plèvre ne sera pas intéressée et l'animal continuera à respirer, bien que sa poitrine soit ouverte. L'asphyxie, au contraire, est immédiate si l'on perfore la plèvre des deux côtés du médiastin.

Par la fenêtre sternale pratiquée chez le lapin on aperçoit les organes intra-thoraciques dans leur situation et leurs rapports normaux; à travers la plèvre que sa transparence empêche presque d'apercevoir, on peut suivre les mouvements des poumons qui obéissent encore au vide et s'abaissent à chaque inspiration. Le péricarde, plus épais que la plèvre, est aussi plus opaque et l'on constate les battements du cœur plus nettement avec la pulpe du doigt que par le secours des yeux; il en est tout autrement lorsque le péricarde a été incisé et laisse le cœur à nu.

Malgré l'ouverture persistante du médiastin et l'écartement des parois opposées du sternum, la respiration s'effectue régulièrement et le jeu du diaphragme provoque une expansion pul-

monaire qui permet de conserver l'animal vivant pendant des heures. Parfois il arrive cependant que dans les premières minutes qui suivent l'incision sternale, la respiration est anxieuse, saccadée, entrecoupée de spasmes tétaniques qui font craindre l'asphyxie ; si la plèvre est intacte, cette gêne ne sera que momentanée, et après quelques convulsions le calme se rétablira ; alors la respiration prend un type diaphragmatique ou abdominal très régulier et toute menace d'asphyxie disparaît.

C'est après avoir dûment constaté cette persistance de la respiration naturelle chez un lapin dont le médiastin communique avec l'atmosphère, que nous avons imaginé un procédé nouveau d'expérience : il consiste essentiellement dans l'établissement d'une fistule péricardique qui permet de passer autour des vaisseaux de la base du cœur une forte ligature ; en serrant celle-ci on emprisonne le sang qui se trouvait dans les poumons soit pendant l'inspiration naturelle, soit pendant l'expiration ; on évalue ensuite cette quantité par le procédé colorimétrique de Welcker.

Inutile de rappeler ici toutes les circonstances qui nous ont amenés à améliorer lentement le procédé primitif d'incision du sternum. Pour l'intelligence de la description qui va suivre, il importe cependant de se rendre compte des deux inconvénients que nous avons voulu éviter en perfectionnant la méthode suivie à nos débuts :

1° La résection partielle du sternum n'entrave pas l'hématose, il est vrai; mais elle a l'inconvénient de modifier le rhythme de la respiration ; même limitée à l'interstice qui sépare deux côtes, cette résection enlève à toutes les côtes insérées plus bas le point d'appui qui leur est nécessaire pour dilater le thorax en se soulevant ; la respiration devient, par le fait, presque exclusivement diaphragmatique ; sans doute la survie de l'animal prouve que la suppléance s'établit d'une manière amplement suffisante ; mais nous avons bientôt donné la préférence à un procédé qui, en respectant le sternum, ne modifie en rien la respiration naturelle.

2° Un autre défaut du procédé primitif c'était la suppression du vide péricardique : le péricarde est une cavité close dans

laquelle la pression varie par suite des mouvements du thorax et du jeu des poumons ; l'ouverture du médiastin modifiait la pression péricardique en permettant à l'air d'exercer une pression constante au pourtour du cœur ; les mouvements respiratoires ne retentissaient plus sur le médiastin et les conditions dans lesquelles s'exécute la révolution cardiaque normale se trouvaient donc changées ; on verra, en lisant la description détaillée que nous allons faire de notre procédé, par quel moyen nous sommes arrivés à supprimer cette nouvelle cause d'erreur.

Le manuel opératoire comprend quatre temps :

Ier temps. — Établissement de la fistule péricardique.

IIe temps. — Placement du fil à la base du cœur.

IIIe temps. — Introduction du tube obturateur et occlusion de la fistule.

IVe temps. — Ligature.

Premier temps. Le lapin est fixé sur le chevalet de Czermak comme le représente la figure III, la tête tendue, les membres supérieurs relevés et maintenus de manière à faciliter le jeu des muscles inspirateurs.

L'exploration digitale renseigne sur le siége précis du cœur; toute la légion précordiale est soigneusement rasée, puis on choisit l'espace intercostal à ouvrir en se guidant sur le choc de la pointe; celle-ci bat généralement dans le quatrième espace intercostal. Il faut ouvrir aussi haut que possible, donc en se rapprochant de la base du cœur, sans dépasser toutefois la troisième côte; en ouvrant l'espace intercostal qui correspond à la pointe elle-même, on se prépare plus de difficultés pour la suite de l'expérience. C'est donc le troisième espace intercostal que nous choisissons de préférence.

L'incision se fait à partir du bord gauche du sternum, dans l'étendue d'un centimètre, couche par couche, jusqu'à l'aponévrose intercostale interne, en évitant toute effusion de sang; il n'est pas inutile de placer à ce moment des ligatures sur les terminaisons sternales des troisième et quatrième côtes, on y arrive facilement avec une aiguille courbe munie d'un double fil. Dès

que le feuillet nacré de l'aponévrose intercostale est mis à découvert, on renonce à l'instrument tranchant et on achève la perforation au moyen du petit doigt, que l'on introduit doucement jusqu'à ce que l'on sente avec la pulpe le contact du péricarde; si l'animal éprouve à ce moment de violents spasmes respiratoires, on fera bien de maintenir le doigt dans la plaie : il l'obture complètement et s'oppose ainsi au refoulement de la plèvre et à sa déchirure.

Le rhythme respiratoire ayant repris son allure normale, on retire le doigt et, au moyen d'une pince à dents on attire le péricarde jusqu'à ce qu'il affleure les bords de l'orifice; on l'incise au moyen de petits ciseaux et l'on applique les bords de l'ouverture péricardique contre les bords de la fenêtre thoracique; les aides établissent aussitôt quelques points de suture qui fixent aux côtes le péricarde incisé, absolument comme la paroi de l'estomac est fixée à l'orifice tégumentaire dans l'opération de Blondlot.

On le voit, le premier temps de l'opération comprend l'établissement d'une véritable fistule péricardique; il serait d'une exécution simple si la nécessité de respecter la plèvre ne le compliquait parfois et si, d'autre part, la fragilité du péricarde et la situation profonde du cœur n'amenaient aussi quelque difficulté. Une fois le cœur mis à nu, la partie intra-péricardique de tous les vaisseaux qui en naissent ou qui s'y rendent devient accessible et l'on pourra placer une ligature qui contournera l'aorte, l'artère pulmonaire, les veines caves et les veines pulmonaires; cette partie de l'opération constitue le deuxième temps.

Deuxième temps. Le fil destiné à la ligature doit être très solide et assez épais; un fil mince pourrait couper la paroi des vaisseaux en les comprimant; nous nous servons d'un quadruple fil de soie, tordu et ciré; pour passer ce fil derrière le cœur sans soulever celui-ci, nous avons recours à un porte-fil spécial, sorte de stylet courbe à manche d'ivoire dont la courbure doit être tantôt augmentée, tantôt diminuée, selon les dimensions du

cœur; il faut en avoir plusieurs à sa disposition parce que, la tige étant rigide, un seul ne peut suffire dans tous les cas (1). Tenant le stylet de la main droite et laissant libre le fil attaché à son extrémité, on contourne le cœur de manière que le fil forme une anse dans laquelle le cœur est compris; les deux extrémités de l'anse étant ramenées à l'extérieur, on refoule l'anse elle-même vers la base du cœur, le plus haut possible, de de manière qu'elle contourne les vaisseaux de la base, ou tout au moins les oreillettes, et on laisse les deux bouts de la ligature émerger librement de la fenêtre thoracique.

Troisième temps. Après que le fil est mis en place, on introduit dans la cavité péricardique le *tube obturateur* destiné : 1° à servir de point d'appui à la ligature au moment où elle sera serrée; 2° à mettre le sac péricardique en communication avec un manomètre et un appareil aspirateur (2).

---

(1) La figure 1 nous montre deux porte-fils, essentiellement différents; le premier a la courbure dirigée dans le sens de son axe, tandis que, dans l'autre, la courbure est perpendiculaire à la direction du grand axe; le premier est préférable chez les animaux d'une certaine taille, tandis que le second est d'un usage plus facile chez les petits lapins.

(2) Pour l'intelligence du procédé, la description succincte de l'appareil représentée figure 2 et que nous venons de nommer le « Tube obturateur, » ne sera pas inutile :

Il présente la forme générale d'un Y dont la longue branche est constituée par la réunion de deux tubes métalliques KL, BL, séparés à leur partie supérieure et soudés dans le reste de leur étendue. Ces deux tubes ne communiquent pas l'un avec l'autre; chacun d'eux présente latéralement et en bas, un orifice I, I′ de telle sorte que la longue branche de l'Y étant introduite dans une cavité close, les deux tubes communiqueront l'un avec l'autre, par l'intermédiaire de cette cavité elle-même. Le long de la soudure médiane, en N, N′, N″, N‴ et des deux côtés de la tige droite, sont fixés de petits anneaux à travers lesquels passe le fil à ligature; grâce à cette disposition, l'anse de fil E, qui doit au moment voulu serrer la base du cœur, se trouve maintenue au niveau où elle est placée par l'expérimentateur. Les deux extrémités libres du fil sortent des anneaux supérieurs, en N et s'entre-croisent en M sur la surface élargie et polie qui correspond à la jonction des deux tubes.

Supposons qu'un vaisseau quelconque soit entouré par l'anse E, il suffira de serrer et d'achever le nœud en M pour comprimer le vaisseau contre l'extrémité métallique L et déterminer ainsi l'arrêt complet de la circulation.

On fait passer les deux extrémités libres du fil à ligature dans les petits anneaux placés des deux côtés du tube (N, N′, N″); on fait un nœud provisoire, très léger, en M, et l'on a soin de ne pas serrer ce nœud afin de n'apporter aucune entrave au passage du sang qui doit entrer dans les poumons ou qui doit en sortir.

L'appareil une fois mis en place, on le fixe solidement par des ligatures aux parois de la fistule; on rapproche les bords opposés de celle-ci par des points de suture et on achève enfin l'occlusion par des couches superposées de collodion; il n'est pas inutile d'interposer entre ces couches quelques touffes de poils empruntées aux parties voisines; on forme ainsi un feutrage absolument hermétique, adhérent et suffisamment solide pour résister aux variations de pression qu'il devra subir dans la suite de l'expérience.

Le tube obturateur, fixé et solidement maintenu dans la position voulue pour que la ligature reste au pourtour de la base du cœur, on le met en communication, par l'une de ses branches, avec un petit manomètre à mercure et, par l'autre branche, avec un appareil aspirateur à déplacement (voyez fig. III), au moyen duquel on opère aussitôt un vide de quelques millimètres dans le péricarde. Les oscillations du mercure dans la longue branche du manomètre attestent si le vide se maintient au degré voulu (4 à 10 millimètres); on constate fort bien, dans cette partie de l'expérience, combien les changements de pression amenés par les mouvements respiratoires retentissent sur la pression intrapéricardique : chaque inspiration fait descendre la colonne mercurielle de quelques millimètres; chaque expiration la ramène près du zéro sans toutefois lui permettre de l'atteindre. La respiration devient-elle convulsive, les oscillations s'exagèrent et l'on voit alors les fortes expirations développer une pression positive.

Quatrième temps. Rien n'empêche d'attendre pour exécuter le quatrième et dernier temps de l'expérience; on laisse donc s'écouler quelques minutes pendant lesquelles on s'assure itérativement de la constance du vide et de la régularité du rhythme

respiratoire. On choisit le moment correspondant à une pause, soit en inspiration, soit en expiration, et brusquement on serre la ligature, puis on achève de l'assurer par un double nœud.

La constriction subite a interrompu d'emblée toute communication entre l'appareil cardiaque et l'appareil pulmonaire; tout le sang qui se trouvait dans les quatre cavités du cœur s'y trouve désormais enfermé et de même tout le sang qui circulait à ce moment dans les poumons s'y arrête, sans qu'une goutte puisse se perdre, sans qu'une goutte puisse venir s'y ajouter.

EXTRACTION DU SANG CONTENU DANS LES POUMONS.

Quelques secondes après la ligature, l'animal meurt; on ouvre avec précaution le thorax en incisant tout le sternum et sans toucher au tube obturateur ni à la ligature qui serre la base du cœur, on extirpe l'appareil cardio-pulmonaire tout entier. Ces organes offrent alors la disposition indiquée dans la figure IV de la planche annexée à ce travail.

Afin d'éviter toute perte de sang, on place, de part et d'autre de la ligature unique, deux ligatures nouvelles entre lesquelles s'opère la section qui doit isoler les poumons du cœur, en conservant à chacun de ces organes tout leur contenu sanguin. Les poumons sont immédiatement pesés dans une capsule tarée et l'on obtient déjà par cette pesée un premier renseignement sur la quantité du sang que probablement ils contiennent. Puis on les place dans une solution de sulfate de soude à 0, 5 °/₀ et on les coupe en petits morceaux.

L'extraction du sang se fait en lavant ces fragments du tissu pulmonaire avec des quantités renouvelées d'eau contenant 0, 5 °/₀ de sulfate de soude; à mesure que l'eau se colore et passe du rose au rouge, on la verse dans une éprouvette graduée; cette opération se poursuit tant que tous les petits caillots de sang se soient redissous et aussi longtemps que les solutions obtenues restent parfaitement transparentes.

Mais il arrive un moment où la teinte rouge perd de sa netteté

et où il faut comprimer les fragments des poumons pour en extraire encore du sang; alors on cesse d'ajouter au premier liquide extrait les quantités nouvelles, teintées de rose sale, que l'on obtient encore et l'on recommence une nouvelle série de lavages successifs en plaçant les fragments dans un sachet de toile très épaisse; toutes les portions de liquide rose pâle et trouble ainsi obtenues sont réunies et filtrées de nouveau à travers de la toile; on ne cesse le lavage que quand la solution extraite est devenue incolore.

Il ne faut pas réunir la première solution à la seconde; il est de beaucoup préférable d'évaluer séparément les quantités de sang qui se trouvent dans chacune d'elles, sauf à additionner ensuite ces deux quantités pour avoir le chiffre total du sang contenu dans les poumons.

Si la seconde solution était transparente, ce dédoublement ne serait pas nécessaire; mais aussitôt que l'on exprime le liquide contenu dans les poumons, il passe à la filtration des flocons graisseux que l'on ne peut enlever sans altérer la teinte rougeâtre dont l'intensité doit servir de base à l'évaluation de la quantité de sang; des filtrations répétées, même à travers du papier, laissent encore subsister une certaine opacité due à la présence de la graisse. En mélangeant cette solution opaque à la première on perdrait tout le bénéfice de la transparence qui permet de comparer exactement entre elles les solutions dont il faut déterminer le contenu sanguin : il est impossible en effet d'apprécier rigoureusement le degré de coloration d'une solution ayant des reflets blanchâtres en le comparant à celui d'une solution limpide; c'est pour éviter cet inconvénient que nous extrayons d'abord, sans expression, tout le sang qui se laisse entraîner par la lessive aqueuse : c'est de loin la majeure partie et la seconde solution provenant du rinçage avec expression n'atteint guère que la proportion d'un cinquième; c'est donc sur cette fraction seulement que peut porter l'erreur, si erreur il y a, dans nos évaluations.

ÉVALUATION DE LA QUANTITÉ DE SANG EXTRAITE DES POUMONS.

Le degré d'exactitude du procédé colorimétrique auquel nous avons eu recours dépend évidemment du soin que l'on apporte à faire les solutions et des conditions dans lesquelles on se place pour les examiner. Nous guidant d'après les indications qui se trouvent dans les travaux de notre honorable confrère de Leipzig, M. le Docteur von Lesser, nous avons réglé comme suit le procédé de dosage :

Au début de chaque expérience, aussitôt que l'animal est fixé sur le chevalet, on fait à la carotide, au moyen d'une seringue de Pravaz ou d'une pipette graduée, une saignée d'un centimètre cube. On ajoute à ce centimètre cube de sang pur exactement mesuré 400 centimètres cubes de solution aqueuse de sulfate de soude à 0,5 °/₀. Cette dissolution à $^1/_{400^e}$ représente la solution normale, l'étalon colorimétrique auquel les liquides colorés contenant le sang extrait devront tous être comparés; si nous avons choisi dans toutes nos expériences une solution type aussi diluée, c'est afin d'atteindre une précision plus grande dans l'évaluation : il peut y avoir certaine erreur dans la comparaison des couleurs de deux liquides dont le degré de coloration est intense; au contraire, entre deux solutions pâles, on perçoit de minimes différences, les nuances sont faciles à saisir et on se fait une idée très exacte du degré de concentration des liqueurs que l'on compare. C'est après de nombreux essais que nous avons choisi comme type la solution au $^1/_{400^e}$: elle est encore assez colorée pour que sa teinte soit franche, elle est en même temps assez pâle pour admettre les nuances.

Cette solution normale est introduite dans une longue éprouvette graduée, en verre de Bohême, d'un centimètre de diamètre ; celle-ci est fixée sur un écran uniformément blanc que l'on place vis-à-vis d'une fenêtre, en pleine lumière, de manière à percevoir nettement la teinte rose qui se détache sur le fond blanc.

A côté de la première éprouvette contenant la solution normale, on en place une seconde, de même dimension, calibrée avec soin et qui est destinée à contenir une partie de la première solution provenant du lavage du tissu pulmonaire.

Généralement celle-ci est beaucoup plus colorée que la solution normale, il faut donc ajouter de l'eau contenant 0,5 de sulfate de soude, jusqu'à ce que les teintes des deux liquides juxtaposés correspondent exactement; lorsque l'on croit avoir atteint ce résultat, on le vérifie itérativement jusqu'à ce qu'il ne reste aucun doute sur l'identité de la concentration des deux liqueurs.

On possède alors tous les éléments nécessaires pour évaluer, par le calcul, la quantité de sang qui a été extraite des poumons par le premier lavage; on procède identiquement de la même manière pour le second liquide extrait par expression et l'on additionne les deux chiffres obtenus; leur total représente la quantité absolue de sang qui se trouvait dans les poumons au moment où la ligature des vaisseaux a été faite. Si l'on veut comparer cette quantité à la masse du sang contenu dans le corps de l'animal entier, il suffira d'appliquer le même procédé à la totalité des tissus réduits en fragments et soumis à des lavages successifs, selon les règles ordinaires de la méthode de Welcker.

COMPTE RENDU DES EXPÉRIENCES.

Nous avons fait trois séries de recherches : nous rangeons, dans la première série, huit expériences faites en liant les vaisseaux de la base du cœur sans établir le vide au pourtour de cet organe et en le laissant par conséqueut soumis à la pression atmosphérique; de ces huit expériences trois sont rapportées ci-après. Dans la deuxième série se placent cinq expériences dans lesquelles le vide péricardique a été établi et maintenu entre 5 et 10 millimètres Hg. jusqu'au moment de la ligature: enfin la troisième série est représentée par une seule expérience destinée à contrôler, par notre nouvelle méthode, les résultats déjà connus et incontestés de l'insufflation trachéale sur la circulation du sang dans les poumons.

Première série. *Expérience n° I.* — Lapin mâle pesant 1291 grammes. On extrait de la carotide 1 c. c. de sang destiné à servir de sang d'épreuve pour les évaluations colorimétriques. — Incision dans l'étendue de deux centimètres en partant du sternum, au-devant du cœur. Le quatrième espace intercostal est mis à nu; on passe, au moyen d'aiguilles courbes, deux doubles ligatures autour de la quatrième et de la cinquième côte; l'espace compris entre ces ligatures est perforé sans hémorragie; en écartant les fibres intercostales, le doigt pénètre dans le médiastin; on sent la pulsation cardiaque et quand on retire le doigt, on constate que la respiration naturelle ne s'interrompt pas; la plèvre est intacte; un jet de lumière dirigé dans la cavité thoracique fait apercevoir le poumon gauche qui descend à chaque inspiration. L'établissement de la fistule péricardique ne présente aucune difficulté; on soulève le cœur avec le porte-fil et on insinue autour de la base le fil à ligature dont les deux chefs sont ramenés au dehors et fixés le long d'un tige de métal qui sert de support à la ligature. On attend quelques minutes, afin d'observer si le rhythme respiratoire est régulier; ligature à un moment où le thorax est fortement dilaté. L'animal meurt après quelques spasmes convulsifs.

On ouvre le thorax; avant d'attirer les poumons hors de la poitrine, on place des ligatures sur les veines caves et l'aorte pour éviter que les poumons ne baignent dans le sang; on extrait l'appareil cardio-pulmonaire, attaché à la tige de métal qui porte la ligature; les poumons isolés, pleins de sang, pèsent $12^{gr},40$; le cœur, dont les ventricules ne sont pas distendus, pèse $4^{gr},35$. On calcule, par le procédé colorimétrique, les quantités de sang extraites des poumons, du cœur et de la totalité du corps de l'animal. Ces quantités sont respectivement de :

5,08 c. c. pour les poumons.
1,36 c. c. pour le cœur entier.
62,00 c. c. pour la masse totale du corps.

Le rapport de la quantité de sang trouvée dans les poumons à la quantité totale du sang contenu dans l'animal entier s'obtient en divisant ces deux quantités l'une par l'autre; le quotient est ici de 12,2. En négligeant la fraction, nous dirons que les poumons en inspiration contenaient la douzième partie de la masse totale du sang.

Expérience n° II. — Lapin pesant 1665 grammes. L'extraction d'un centimètre cube de sang de la carotide et l'établissement de la fenêtre sternale sont pratiqués comme dans l'expérience précédente ; pendant qu'on soulève le cœur pour passer le fil à ligature, l'animal éprouve une syncope qui dure quelques secondes et se dissipe après que le fil est mis en place; la respiration est ample, la plèvre intacte; au moment d'une pause inspiratoire, on serre brusquement la ligature sur la tige de métal et l'on extirpe, avec les précautions ordinaires, l'appareil cardio-pulmonaire; on constate que la ligature a été serrée au niveau du sillon auriculo-ventriculaire; on en place aussitôt une seconde au delà des oreillettes, sur les vaisseaux pulmonaires.

Poumons et cœur réunis pèsent 26^{gr},50; les poumons isolés, 18 grammes. Le poids élevé du cœur est dû à ce que la ligature a été faite pendant une diastole; les ventricules sont distendus par le sang. Les quantités respectives de sang trouvé dans les différents organes sont les suivantes :

Poumons		6, 5	c. c.
Cœur	ventricule gauche	1, 3	»
	reste du cœur . .	3, 2	»
Animal entier		83, 0	»

Les poumons en inspiration contenant 12,7, soit, en forçant la fraction, le treizième de la masse totale du sang.

Expérience n° III. — Lapin pesant 1,619 grammes. L'expérience est conduite absolument comme les deux précédentes, mais c'est au moment où le thorax est rétréci par l'expiration que la ligature est serrée. Les poumons isolés pèsent 12^{gr},75. Les quantités de sang trouvé dans les organes sont respectivement de :

4, 40 c. c. dans les poumons.
3, 58 c. c. dans le cœur.
79, 00 c. c. dans l'animal entier.

Comme on le voit, le rapport entre la première et la troisième quantité sont tout autres ici que dans les deux premières expériences : les poumons en expiration ne contenaient qu'un dix-huitième de la masse totale du sang.

Deuxième série. *Expérience n° IV.* — Lapin pesant 2,292 grammes. L'animal subit d'abord la trachéotomie, afin que l'on puisse recourir à la respiration artificielle, si pendant les préparatifs de l'expérience, la plèvre venait à se perforer. On extrait de la carotide un centimètre cube de sang pour les épreuves colorimétriques.

La peau est incisée au niveau du quatrième espace intercostal, deux ligatures placées sur la troisième côte et deux sur la quatrième. Au moment de la perforation, violents soubresauts musculaires pendant lesquels on maintient le doigt dans la plaie. Lorsque le spasme a cessé, on constate que la plèvre est intacte; le péricarde incisé est fixé aux bords de l'orifice par quatre points de suture. Le passage du fil autour de la base du cœur s'opère sans amener aucun trouble et les extrémités libres du fil sont ramenées le long du tube obturateur, et fixées par un simple nœud, sans serrer. On incline le tube de manière à maintenir exactement l'anse de fil autour des vaisseaux de la base du cœur, puis on referme la fenêtre thoracique par des points de suture qui servent en même temps à fixer solidement en place le tube obturateur; on achève l'occlusion par un feutrage de collodion et de poils, puis on établit les communications avec le manomètre et avec l'appareil à aspiration mercurielle; la pression intrapéricardique s'abaisse à —5 millimètres Hg. en expiration et — 10 en inspiration, les oscillations respiratoires sont si bien marquées au manomètre qu'il est facile de faire coïncider la ligature du cœur avec l'expiration. Le reste de l'expérience est conduit comme précédemment. Le poids total des poumons extraits et isolés = 19^{gr},30^{c}. La quantité de sang qu'ils renferment = 6,35 c. c. et la masse du sang contenu dans l'animal entier = 114 c. c.

Les poumons, au moment de l'expiration, contenaient donc une fraction correspondant à 17,9, soit un dix-huitième de la quantité totale du sang circulant.

Expérience n° V. — Lapin pesant 1,683 grammes.

Trachéotomie, saignée d'un centimètre cube à la carotide, comme dans les autres expériences. L'établissement de la fistule péricardique et l'introduction du fil à ligature se font avec facilité. Après l'occlusion, la respiration est lente, les oscillations du manomètre atteignent — 4 en expiration et — 8 en inspiration. Le vide se main-

tient exactement. Au moment où le thorax est dilaté par l'inspiration, on serre la ligature; l'extraction du sang et le calcul faits par la méthode indiquée ci-dessus, donnent les chiffres suivants :

Poids des poumons isolés et pleins de sang 14gr,30.
Quantité de sang qu'ils contiennent, 6,1 c. c.
Quantité totale de sang contenu dans le corps, 80 c. c.

Nous retrouvons donc ici le même rapport que dans les expériences de la première série : les poumons, en inspiration, contiennent $^1/_{13}$ de la masse du sang.

Expérience n° VI. — Lapin pesant 2,153 grammes.

Trachéotomie, saignée de 1 c. c. à la carotide, incision superficielle au niveau du quatrième espace intercostal; pendant que l'on dissocie les fibres musculaires pour pratiquer l'ouverture, une petite hémorragie nécessite deux ligatures; quatre ligatures sur les troisième et quatrième côtes. Aucun incident. Après l'occlusion de la fistule péricardique, le manomètre marque — 4 à — 6 millimètres; la respiration est superficielle; on met la trachée en communication avec le pneumographe. Tracé normal. Au moment d'une pause en expiration, on serre la ligature à la base du cœur. Les poumons extirpés et isolés pèsent 17 grammes.

Le sang contenu dans les poumons = 7 c. c.

La masse totale du sang est de 105 c. c.

Le rapport est donc de $^1/_{15^e}$, chiffre intermédiaire à ceux que nous avons obtenus dans les expériences précédentes et dont la justification se trouve dans le fait que les mouvements respiratoires n'étaient pas très développés à la fin de l'expérience.

Expérience n° VII. — Lapin pesant 2,180 grammes.

Trachéotomie, saignée d'un centimètre cube à la carotide, incision faite un peu trop bas, au niveau du cinquième espace intercostal. Après l'établissement de la fistule péricardique, la difficulté de contourner le cœur à la base, en pénétrant par l'espace intercostal correspondant à la pointe, oblige à perforer le quatrième espace, pour pouvoir introduire le fil; l'expérience se continue ensuite sans inci-

dent jusqu'au bout; la ligature est serrée au moment où le thorax est dilaté par une forte inspiration.

Poids des poumons isolés 21 grammes.
Quantité de sang qu'ils contiennent 9 c. c.
Masse totale du sang 105 c. c.

Le rapport est donc ici de $^1/_{12}{}^e$.

La concordance entre les résultats de ces sept expériences s'apprécie avec évidence en jetant un coup d'œil sur le tableau suivant qui les résume :

Numéros des séries.	Numéros des expériences.	ÉTAT DES POUMONS.	POIDS du lapin.	Quantité de SANG dans la totalité du corps.	Poids des poumons pleins de SANG.	Quantité de SANG trouvée dans les poumons.	Rapport de cette quantité à la masse totale.
			gr.	c. c.	gr.	c. c.	
I.	I.	Inspiration.	1,291	62	12,40	5,08	1/12
	II.	Inspiration.	1,663	83	18	6,5	1/13
	III.	Expiration.	1,619	79	12,75	4,40	1/18
. .	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .
II.	IV.	Expiration.	2,292	114	19,30	6,35	1/18
	V.	Inspiration.	1,683	80	14,30	6,1	1/13
	VI.	Expiration.	2,153	105	17	7	1/15
	VII.	Inspiration.	2,180	105	21	9	1/12

Si nous rapprochons, d'une part, les expériences faites en arrêtant la circulation pendant l'inspiration, et d'autre part, celles où la ligature a été serrée pendant l'expiration, la concordance des chiffres est encore plus frappante :

Rapport de la quantité de sang trouvée dans les poumons à la quantité trouvée dans l'animal entier.

A. LIGATURE PENDANT L'ÉTAT D'INSPIRATION.

1re série . . . . . { *Expérience I.* — Rapport . . . . . $^1/_{12}$
Expérience II. — Rapport . . . . . $^1/_{13}$

2e série . . . . . { *Expérience V.* — Rapport . . . . . $^1/_{13}$
Expérience VII. — Rapport . . . . . $^1/_{12}$

B. Ligature pendant l'état d'expiration.

1re série	*Expérience III.* — Rapport	1/18
2e série	*Expérience IV.* — Rapport	1/15
	Expérience VI. — Rapport	1/18

Troisième série. *Expérience n° VIII.* — Nous nous sommes proposé de confirmer ici, par la méthode nouvelle, un fait ancien, déjà mis hors de doute depuis longtemps par les expériences de Quincke et Pfeiffer et par les nôtres, savoir : l'influence de la compression exercée à la surface alvéolaire des poumons sur le passage du sang dans ces organes. Un Lapin de 1,500 grammes fut soumis aux manœuvres décrites ci-dessus et, avant de serrer la ligature cardiaque, on comprima l'air dans la trachée jusqu'à un niveau de 6 centimètres Hg. Cette compression eut pour effet de diminuer la quantité de sang contenue dans les poumons au point de la réduire à moins d'un centimètre cube et demi. Les résultats de cette expérience sont consignés dans le tableau ci-dessous :

SÉRIE.	Poids du lapin.	Quantité de sang contenue dans le corps.	Poids des poumons pleins de sang.	Quantité de sang contenue dans les poumons.	RAPPORT.
	gr.	c. c.	gr.	c. c.	
III	1,500	78	9,5	1,3	1/60

L'insufflation de l'air dans la trachée a donc pour ainsi dire vidé les poumons de leur contenu sanguin.

Aux protocoles qu'on vient de lire nous ajouterons quelques détails relatifs aux principales difficultés rencontrées dans nos expériences, ainsi qu'aux motifs qui nous ont empêchés d'introduire dans notre procédé certaines améliorations qui, à première vue, paraissent cependant indiquées.

Nous sommes bien loin d'avoir réussi dans tous nos essais :

les causes d'insuccès, dans notre procédé, sont nombreuses, à telles enseignes que dans la moyenne de nos expériences, il n'y en a qu'une sur quatre dont nous ayons considéré les résultats comme valables; rarement on échoue dans les deux premiers temps, et l'établissement de la fistule péricardique n'offre pas de grandes difficultés; mais déjà il est moins aisé de passer le fil autour du cœur surtout si l'animal se livre à ce moment, comme il arrive quelquefois, à des mouvements spasmodiques; mieux vaut alors attendre que le calme revienne et ne pas s'exposer à déchirer la plèvre qui est déjà soumise à une rude épreuve par le fait des soubresauts du thorax.

Le troisième temps ne réussit pas toujours, parce qu'il est de longue durée et que le vide péricardique doit être exactement maintenu, ce qui, une fois l'occlusion faite, ne dépend plus de l'opérateur; la moindre fissure survenant par les inévitables tiraillements que les mouvements respiratoires impriment aux lèvres de la plaie, laisse pénétrer l'air et compromet le résultat qu'on allait atteindre. Enfin, dans le quatrième temps de l'expérience, la rapidité des mouvements respiratoires chez le lapin occasionne de grandes difficultés pour faire coïncider le moment de la ligature cardiaque avec une pause d'inspiration ou d'expiration. Si l'on a le moindre doute à ce sujet, il faut rejeter les chiffres fournis par une expérience, fût-elle d'ailleurs complètement réussie.

Parmi les causes d'insuccès nous avons encore à mentionner l'hémorragie veineuse qui survient parfois au moment où l'on s'y attend le moins et alors qu'il est trop tard pour y remédier : dans une expérience où la fistule avait été établie facilement et sans hémorragie, nous avons eu la surprise de voir, au moment où l'aspiration a été pratiquée par le tube obturateur, un épanchement sanguin se produire aussitôt; son abondance était si grande que le sang aspiré dans le péricarde arrivait jusque sur le mercure dans l'appareil à déplacement; vérification faite, c'était la veine longeant le sternum (mammaire interne?) qui s'était rompue et dont l'hémorragie ne s'était manifestée qu'au moment où l'aspiration avait écarté l'une de l'autre ses parois accolées.

Dans le dessein de perfectionner notre procédé primitif, nous avons essayé d'y introduire des modifications dont la plupart avaient pour but de faire coïncider plus sûrement le moment de la ligature et la pause respiratoire; le récit de ces tentatives infructueuses ne sera pas inutile à ceux qui voudront bien vérifier nos expériences et les compléter; nous mentionnons ici en même temps les motifs qui nous ont fait abandonner, après quelques essais, ces soi-disant perfectionnements :

A.— *Les expériences sur les Chiens.* Elles semblaient, *à priori*, devoir être plus faciles à conduire que les recherches similaires chez le Lapin : la largeur de l'espace intercostal, le volume du cœur, la résistance plus grande du péricarde et la masse même du sang contenu dans les poumons, c'étaient là, en apparence, autant de conditions favorables. Mais nous avions compté sans l'extrême sensibilité du Chien qui amène des convulsions violentes, même avant que le thorax soit ouvert, dès que l'on serre les ligatures sur l'extrémité sternale des côtes; une fois que la perforation de l'espace intercostal est accomplie, ces convulsions s'exagèrent et l'intensité des efforts d'expiration développe une pression positive qui refoule la plèvre par l'orifice de la fistule; cette mince membrane rentre, il est vrai, au moment de l'inspiration, et souvent elle résiste, sans se déchirer, à plusieurs hernies successives; mais le va-et-vient de ce voile mobile se répétant à chaque respiration empêche l'opérateur de saisir le péricarde et d'établir proprement la fistule. On pourrait, et nous l'avons fait plusieurs fois, inciser cette plèvre qui vient déborder la plaie du médiastin et faire la respiration artificielle jusqu'à ce que la suture du péricarde soit achevée, puis faire le vide et rétablir la respiration naturelle; mais les convulsions n'en continuent pas moins et ce n'est que par le chloroforme qu'on en pourrait venir à bout; or, nous avons tenu à éviter et l'emploi de la respiration artificielle et celui du chloroforme, parce que tous deux constituent des causes d'erreurs dans des expériences aussi délicates. Jugeant d'ailleurs que la profondeur à laquelle le cœur est situé chez le Chien, rend cet

organe beaucoup moins accessible que chez le Lapin, nous avons repris nos expériences sur ce dernier; le mécanisme de la respiration étant identiquement le même chez les Vertébrés supérieurs, il suffit d'expérimenter sur un seul type pour assurer la solution du problème.

B. — *Emploi de la respiration artificielle, pour ralentir ultérieurement les mouvements respiratoires chez le Lapin.* Ce qui nous a le plus gênés dans nos expériences, c'est, comme nous l'avons déjà dit, cette extrême rapidité de la respiration qui ne nous permettait pas de saisir une pause. Il paraissait tout simple de déterminer sinon l'apnée, au moins le ralentissement du rhythme respiratoire en pratiquant pendant quelques minutes, avec de l'air frais, des insufflations trachéales fréquentes; mais nous n'avons pas tardé à constater que ces insufflations altèrent de la manière la plus sérieuse la circulation pulmonaire (l'expérience n° VIII renseigne suffisamment à cet égard); continuée pendant quelques minutes, cette respiration artificielle provoque un commencement d'œdème qui gêne le retrait élastique des poumons en expiration; c'est dire que dans toutes les expériences considérées comme valables la respiration artificielle n'a été pratiquée à aucun moment bien que chaque fois une canule ait été placée dans la trachée, pour le cas d'asphyxie.

C. — *Section des nerfs pneumo-gastriques.* On sait qu'un Lapin dont les pneumo-gastriques ont été coupés présente une respiration profonde et ralentie qui permet de saisir facilement l'instant correspondant aux pauses respiratoires; nous n'avons pas cru pouvoir recourir à ce moyen par la raison que la section des vagues détermine rapidement une congestion des deux poumons; quelques essais nous ont bientôt convaincus de la rapidité avec laquelle cet effet se produit sans que nous ayons pu déterminer la part qui revient dans ce phénomène à l'engouement mécanique résultant de l'accélération cardiaque ou le rôle que joue dans ce fait la paralysie des filets vaso-moteurs que les

pneumo-gastriques distribuent si largement aux deux poumons.

D. — *L'excitation des filets centripètes des nerfs vagues* devait, semble-t-il, nous donner le moyen pratique de produire à volonté le spasme inspiratoire (fibres pulmonaires) ou l'expiration (laryngé supérieur). Mais on ne peut exciter aucun de ces nerfs sans provoquer des effets cardiaques réflexes pouvant aller jusqu'à la syncope (1); or nous devions absolument respecter dans nos expériences le rhythme du cœur dont la moindre altération retentit sur la distribution du sang dans les poumons.

E. — Ne pouvant recourir aux différents moyens qui, d'habitude, sont mis en usage pour ralentir les mouvements respiratoires, nous nous sommes enfin demandé si la méthode graphique ne pourrait nous venir en aide pour inscrire simultanément le moment où se fait la ligature cardiaque et le tracé respiratoire; la chose est possible et nous l'avons réalisée sans peine au moyen du pneumographe de Marey; mais loin d'y trouver avantage, nous avons constaté que ce procédé augmente les chances d'erreur; en effet, l'opérateur qui choisit le moment où il doit serrer la ligature se renseignera toujours mieux sur l'état d'inspiration ou d'expiration en observant le thorax sur lequel il opère qu'en suivant l'excursion du stylet du pneumographe; le retard des transmissions, si minime qu'il soit, doit constituer à lui seul une cause d'erreur, étant donnée l'extrême rapidité de la respiration chez le Lapin.

Ce court exposé indique suffisamment pourquoi toutes nos tentatives ont fini par nous ramener à ce procédé élémentaire qui consiste à serrer la ligature au moment où l'on constate « de visu » et directement l'état de dilatation ou de retrait du thorax; procédé peu élégant qui ne nous permet pas de compléter nos expériences par une série de tracés, mais auquel sa simplicité même donne une rigueur absolue.

---

(1) Voyez le travail de François Franck : *Effets des excitations des nerfs sensibles sur le cœur.* Travaux du laboratoire de Marey, t. II, p. 221, année 1877.

Nous ne doutons pas, d'ailleurs, que des physiologistes plus adroits ou plus patients n'arrivent à répéter nos expériences, même sur des Chiens, et avec le concours de la méthode graphique; mais nous leur laissons volontiers ce plaisir ou cette peine, nous déclarant, quant à nous, suffisamment édifiés sur la précision des résultats que nous avons obtenus et qu'il nous reste à passer brièvement en revue.

CONCLUSIONS.

Les expériences dont nous venons de rendre compte fournissent, nous osons l'espérer, une solution définitive à la question qui se débat depuis bientôt dix ans et dont le point de départ doit être recherché dans le travail cité plus haut de MM. Quincke et Pfeiffer.

Nous venons de voir que *pendant l'inspiration naturelle les poumons contiennent plus de sang que pendant l'expiration;* les expériences de la deuxième série démontrent qu'*il en est toujours ainsi, alors même que le cœur subit l'influence des pressions variables qui s'exercent sur lui, pendant la respiration naturelle.*

En présence de ce résultat dont notre procédé permet à chacun de vérifier l'exactitude, toute discussion théorique nous paraît superflue; il ne nous reste qu'à justifier ce fait expérimental, à le raisonner et à en pénétrer le mécanisme.

Si la quantité de sang qui se trouve dans les poumons augmente au moment de l'inspiration, c'est que le cœur ne fonctionne pas comme un réservoir passif à parois dilatables sur lequel retentirait, comme sur une flasque de caout-chouc, le vide régnant à son pourtour. Toute l'argumentation de nos contradicteurs a toujours porté sur l'affaiblissement que le cœur éprouve par le fait du vide, au moment de l'inspiration; Quincke et Pfeiffer eux-mêmes admettaient que les poumons sont plus perméables lorsqu'ils sont dilatés (et sur ce point nous avons pleinement confirmé leur manière de voir), mais ils se préoc-

cupaient de l'influence du vide au point de le considérer comme une entrave à l'afflux du sang vers les poumons.

L'expérience démontre qu'il n'en est pas ainsi; est-ce à dire que la force du cœur soit toujours la même quand la pression varie dans le péricarde? Évidemment non : l'effort systolique doit être affaibli et la diastole facilitée pendant l'inspiration; mais en même temps et par le fait de l'inspiration même s'établit une action compensatrice dont nos expériences démontrent l'existence et dont nous croyons pouvoir expliquer comme suit le mécanisme : en diminuant la pression dans le médiastin, l'inspiration attire le sang veineux provenant des vaisseaux extra-thoraciques qui n'ont pas cessé d'être soumis à la pression atmosphérique; en même temps l'inspiration facilite la dilatation de l'oreillette et la réplétion du ventricule droit; enfin s'il y a moins d'énergie dans la contraction du cœur, la résistance à vaincre pour chasser le sang dans l'artère pulmonaire et dans ses branches de distribution est en même temps beaucoup moindre; il en résulte que *la quantité de sang projeté dans les poumons pendant l'inspiration naturelle sera d'autant plus grande que l'appel du sang venant de l'extérieur du thorax sera plus considérable et que les voies pulmonaires elles-mêmes seront plus dilatées;* l'afflux est donc proportionnel à la profondeur même de l'inspiration.

Il ne faut pas nécessairement que l'affaiblissement de la systole cardiaque diminue la quantité de sang qui se trouve dans les poumons; le débit du ventricule droit dépend de trois facteurs dont l'acte musculaire n'est peut-être pas le plus important : ce débit n'est-il pas réglé : 1° par la quantité de sang arrivant à l'orifice veineux et par conséquent au ventricule droit, dans l'unité de temps; 2° par la force de la contraction ventriculaire; 3° par les résistances offertes à l'écoulement du sang de l'artère pulmonaire?

Nos contradicteurs n'ont eu devant les yeux que l'affaiblissement de la systole provoqué par l'inspiration; ils n'ont pas mis en ligne les influences compensatrices que nous venons de signaler; on ne peut nier cependant que l'inspiration ne favorise

la réplétion de l'oreillette et du ventricule droits; on ne peut contester davantage que les résistances à l'écoulement ne soient moindres lorsque les vaisseaux pulmonaires sont dilatés par l'inspiration naturelle.

La réplétion plus grande des cavités servant de réservoir d'origine à la petite circulation, la diminution simultanée des résistances au passage du sang qui va du ventricule droit vers l'oreillette gauche, ce sont là deux actions synergiques capables de compenser l'affaiblissement de l'effort systolique.

La compensation dont nous venons d'indiquer le mécanisme a tout le temps de s'établir, car il y a toujours au moins quatre pulsations cardiaques pour un mouvement respiratoire; l'afflux sanguin venant de l'extérieur du thorax produira donc une onde qui aura eu le temps d'arriver aux poumons lors de la pause inspiratoire.

Nous n'entreprendrons pas ici de reprendre, pour la troisième fois, la discussion des expériences qui nous ont été opposées; par notre nouveau procédé, la question est portée désormais sur un terrain où il nous est permis d'attendre nos contradicteurs.

Quant aux résultats à déduire de l'expérience faite en comprimant l'air dans les voies pulmonaires, il y a longtemps qu'ils sont connus, et Poisseuille avait déjà constaté que la circulation se ralentit dans le poumon distendu par insufflation; il n'en est pas moins intéressant de voir avec quelle énergie cette action se traduit : nous pouvons admettre, en nous basant sur les deux premières séries d'expériences, que la quantité de sang qui se trouvait dans les poumons du Lapin, avant l'insufflation, équivaut à $^1/_{13}^e$ de la masse totale du sang; par la compression, elle descend instantanément à $^1/_{60}^e$.

Que s'est-il passé, et comment l'air comprimé chasse-t-il ainsi le sang du réseau pulmonaire?

Pour s'en rendre compte il suffit de se rappeler ce qui se passe dans les poumons soumis à la circulation artficielle (1)

---

(1) Voyez *Recherches sur la circulation du sang dans les poumons*, ANNALES DE L'UNIVERSITÉ. Bruxelles, 1881, p. 129.

lorsqu'on élève la pression dans la trachée; aussitôt la pression monte dans le manomètre qui communique avec l'artère pulmonaire, et l'écoulement veineux, qui s'est accéléré un instant pendant l'insufflation, se ralentit ou même s'arrête si la compression est forte.

L'air comprimé tend par conséquent à vider le réseau pulmonaire en comprimant les vaisseaux des alvéoles contre la plèvre viscérale; pendant tout le temps que dure la compression, il y aura dans les poumons moins de sang qu'à l'état normal; l'obstacle à l'écoulement amènera une élévation de pression dans le ventricule droit coïncidant avec une diminution de pression dans les artères naissant du ventricule gauche : *augmentation de la pression artérielle ou veineuse en amont des poumons*; *diminution de la pression artérielle dans le système aortique*, *dégorgement du tissu pulmonaire*, *tels sont donc les effets d'une compression modérée de l'air respiratoire.*

Ces effets mécaniques sont comparables aux effets produits sur la circulation des membres par la compression méthodique au moyen d'un bandage : que l'on entoure l'avant-bras d'une bande méthodiquement serrée, il y aura aussi une augmentation de la pression en amont, c'est-à-dire dans l'artère humérale, un dégorgement des capillaires comprimés, un afflux sanguin moindre vers les veines.

L'action de la pression de l'air sur le passage du sang dans les poumons s'exerce déjà très énergiquement dans les limites des oscillations de la pression barométrique; et les médecins savent que les chutes de pression amènent souvent des hémoptysies chez les phthisiques; depuis quelque années il ont également utilisé cette action mécanique de la raréfaction de l'air ou de sa compression pour traiter certaines maladies qui se rattachent aux troubles de la circulation pulmonaire.

Ce serait sortir entièrement de notre cadre que de comparer les résultats fournis par l'expérience physiologique avec ceux de la clinique; nous préférons d'ailleurs attendre que ces résultats aient été confirmés par d'autres expérimentateurs.

Qu'il nous soit permis, en terminant, d'engager tous ceux que

la chose intéresse et, en particulier, nos estimables collègues ou confrères avec lesquels nous avons été en désaccord sur la question de la circulation pulmonaire, à essayer l'emploi de notre procédé; la présente publication a eu pour principal but de le leur faire connaître dans ses détails et de le soumettre à leur bienveillante appréciation.

BIBLIOGRAPHIE.

1871. Quincke et Pfeiffer, *Ueber den Blutstrom in den Lungen.* — Archiv. für Anatomie, etc., p. 90.

1873. Heger, *Expériences sur la circulation du sang dans des organes isolés.* Bruxelles. Thèse.

1877. D'Arsonval, *Recherches théoriques et expérimentales sur le rôle de l'élasticité du poumon dans les phénomènes de circulation.* Thèse de Paris.

1877. Funke et Latchenberger, *Ueber die Ursachen der respiratorischen Blutdruckschwankungen in Aorten System.* Pfluger's Archiv für die gesammte Physiol. Bd. XV, S. 405.

1879. Bowditch and G. Garland, *The effect of the respiratory movements on the pulmonary circulation.* Extrait du : Journal of Physiology, vol. II, n° 2. Boston.

1879. De Jager, *Ueber den Blutstrom in den Lungen.* Pfluger's Archiv für die gesammte Physiol. 1879, p. 426.

1880. Heger, *Recherches sur la circulation du sang dans les poumons.* Annales de l'Université libre de Bruxelles.

1880. Spehl, *Trois expériences sur la circulation pulmonaire.* Bruxelles, Journal de médecine, p. 332.

1880. Mosso, *Sulla circolazione del Sangue, etc.* Roma, Reale Academia dei Lincei. Capit. X, p. 86.

RECHERCHES

SUR

LE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

DE QUELQUES

TÉNIAS,

PAR

ÉDOUARD VAN BENEDEN.

Planches XII et XIII.

Nos connaissances relatives au développement embryonnaire des Cestodes sont encore bien imparfaites : il n'est guère possible de se prononcer dès à présent sur la question de savoir jusqu'à quel point ces Vers procèdent, dans le cours de leur évolution ontogénique, d'une forme embryonnaire à deux feuillets. Et cependant, l'interprétation de l'organisme des Cestodes requiert tout d'abord une analyse précise des premières phases de leur développement.

J'ai publié en 1868 quelques observations sur le développement du *Tænia bacillaris* de la Taupe (1). Ces recherches ont établi que l'embryon hexacanthe procède d'une cellule protoplasmique à la suite d'une segmentation totale. Tandis que

Leuckart (2), Wagener (3) et d'autres helminthologistes enseignaient encore à cette époque que les premières cellules embryonnaires des Ténias et des Cestodes en général naissent par voie endogène dans une vésicule germinative, c'est-à-dire dans un noyau cellulaire, j'ai montré que la constitution de l'œuf de ces Vers aussi bien que les premiers phénomènes de leur développement sont régis, comme chez tous les autres animaux, par les principes de la théorie cellulaire.

En étudiant le développement du *Bothriocephalus proboscideus,* Kölliker (4) avait reconnu que l'embryon hexacanthe de ce Cestode se forme aux dépens d'une partie seulement des cellules embryonnaires qui procèdent du germe ovulaire. A un moment déterminé de l'évolution, l'amas cellulaire suspendu dans le vitellus nutritif se divise en deux couches : l'une corticale ou périphérique, l'autre médullaire ou centrale. Le noyau central se transforme en embryon, tandis que la couche corticale ne prend aucune part à la formation de ce dernier. Kölliker n'a pas connu ce qu'il advient ultérieurement de cette couche superficielle; mais l'on sait maintenant qu'elle donne naissance, chez d'autres espèces, à la robe ciliée que Schubart et Knoch ont les premiers signalée autour de l'embryon du *Bothriocephalus latus*, au moment où celui-ci se débarrasse de son enveloppe ovulaire. J'ai démontré que chez le *Tænia bacillaris* (1), les cellules qui proviennent de la segmentation de la cellule-œuf ne sont pas toutes employées à la formation de l'embryon hexacanthe, qu'une couche cellulaire superficielle constitue à l'embryon une enveloppe provisoire et qu'elle donne naissance à une membrane qui, pour n'être pas ciliée, n'en est pas moins homologue à la tunique ciliée des Bothriocéphales.

Metschnikow (5) a confirmé chez le *B. proboscideus* les observations de Kölliker ; il les a de plus complétées, en ce sens, qu'il a montré que, chez ce Ver, l'enveloppe cellulaire signalée par Kölliker n'engendre pas comme chez les autres Bothriocéphales une enveloppe ciliée, mais bien une membrane cuticulaire dépourvue de toute structure.

Si donc, chez la plupart des Bothriocéphales, l'embryon hexa-

canthe sort de l'œuf revêtu d'une robe ciliée, chez d'autres la même enveloppe est dépouvue de cils et le *Tœnia bacillaris* se comporte à cet égard comme le *Bothriocephalus proboscideus*. La robe ciliée a été observée chez le *Bothriocephalus latus* par Schubart (6), Knoch (7), Leuckart (8) et d'autres; chez le *Schistocephalus dimorphus*, la *Ligula monogramma* et le *Triænophorus nodulosus* par von Willemoes-Suhm (9).

Tout récemment Moniez (10) a signalé, chez divers Téniens, l'existence d'enveloppes cellulaires extra-embryonnaires (*Tœnia expansa*) et Leuckart (11), à la suite de nouvelles recherches faites par lui sur le développement du *Tœnia serrata* et du *Tœnia marginata*, vient de faire connaître l'existence d'une couche formée de trois, quelquefois de quatre ou de cinq grandes cellules, entre la coque de l'œuf et l'enveloppe chitineuse qui entoure immédiatement l'embryon. Il a pu suivre les phases successives de la formation de cette couche de cellules qui proviennent, tout comme les cellules de l'embryon lui-même, du germe segmenté. Il compare cette couche à la membrane cellulaire que j'ai fait connaître chez le *T. bacillaris* et il se rallie pleinement à l'opinion que j'ai exprimée, quant aux homologies qui existent entre le développement des Bothriocéphales et celui des Ténias.

Dans le cours des années 1878 et 1879 j'ai repris l'étude du développement embryonnaire des Téniens et cette fois je me suis adressé au *T. saginata* Goeze (= *T. mediocanellata* Küchenm.) et au *T. serrata*. J'espérais pouvoir, par une connaissance plus exacte de la segmentation, ramener le développement des Cestodes à celui des autres Métazoaires ou, tout au moins, retrouver chez eux les mêmes feuillets primordiaux dont procèdent, chez tous les autres Métazoaires, les tissus, les organes et les appareils. J'ai constaté une série de faits inattendus, difficiles à interpréter et qui paraissent, à première vue, cadrer bien imparfaitement avec ce que l'on connaît du développement des autres Platodes. Je me trouvais à Leipzig, au commencement de l'année dernière (janv. 1880), quand Leuckart m'annonça la publication prochaine d'une nouvelle édition de son grand ouvrage « *Die menschlichen Parasiten.* » Il m'apprit que le fascicule traitant des Cestodes ferait

connaître plusieurs faits nouveaux relatifs à la formation de l'embryon hexacanthe; il me communiqua quelques-unes de ses observations, ce qui me fit renoncer momentanément à mon intention de publier mes propres recherches. Je viens de recevoir de l'éminent professeur de Leipzig la seconde livraison de son livre; ce fascicule traite des Cestodes et renferme une foule de renseignements nouveaux sur l'histoire de ces Vers. Leuckart y a exposé de main de maître non pas seulement toutes les découvertes dont les travaux récents ont enrichi nos connaissances sur l'organisation et le développement des Cestodes, mais il y a consigné une quantité d'observations originales recueillies par lui-même depuis la publication de sa première édition. En ce qui concerne la formation de l'embryon hexacanthe, il décrit une partie des faits que j'avais moi-même observés. Mais il est quelques points sur lesquels mes résultats ne concordent pas entièrement avec les siens, d'autres que je crois avoir élucidés plus complètement. Je pense donc bien faire en publiant un exposé sommaire des faits dont il s'agit.

L'œuf de tous les Ténias, au moment de sa formation dans l'ootype, diffère considérablement, par plusieurs caractères et avant tout par son volume, de l'œuf utérin. Au fur et à mesure que le développement embryonnaire progresse, le diamètre de l'œuf s'accroît et, quand l'embryon a atteint tout son développement, la coque de l'œuf s'est distendue à tel point, que son diamètre mesure plusieurs fois ses dimensions primitives. L'embryon hexacanthe ne remplit pas, tant s'en faut, l'espace circonscrit par la coque distendue. Il est entouré d'une série de membranes, parmi lesquelles il en est une qui apparaît tout d'abord à la vue à cause de sa coloration jaune ou brune. Celle-ci, probablement de nature chitineuse, présente, chez les grands Ténias à cysticerque vésiculaire, une striation radiée manifeste; elle est épaisse et résistante. La coque est toujours très mince, transparente et incolore, et il en est de même d'une membrane sous-jacente à la coque et qui circonscrit un large espace rempli de matière albumineuse, dans lequel se voient une masse granuleuse

et trois gros noyaux cellulaires. Ces membranes s'affaissent, se flétrissent et disparaissent dès que l'embryon est arrivé à maturité. Aussi a t-on souvent pris l'enveloppe chitineuse pour la membrane de l'œuf; on l'a comparée à la coque de l'œuf des Bothriocéphales, tandis qu'elle est en réalité une production embryonnaire engendrée, comme nous allons le voir, par une couche de cellules qui s'atrophient après lui avoir donné naissance.

I. — TÆNIA SERRATA.

L'œuf au moment de sa formation se compose d'un germe, de deutoplasme et d'une coque.

Le germe, encore appelé ovule ou cellule-œuf, est une cellule protoplasmique probablement dépourvue de membrane propre. Son protoplasme est brillant, homogène sur le vivant, finement granulé après la mort; il constitue autour d'un noyau sphérique, pourvu d'un nucléole volumineux et très brillant, une zone circulaire qui mesure la même largeur tout autour du noyau. C'est cette cellule, engendrée dans le germigène (ovaire), que l'on a prise pendant longtemps pour une vésicule germinative, l'ensemble de l'œuf ayant été comparé à une cellule. La composition cellulaire de ce germe, on peut déjà la reconnaître sur le vivant; mais elle apparaît avec la dernière évidence si l'on examine des préparations faites d'après la méthode suivante qui m'a donné d'excellents résultats, non pas seulement pour l'étude de l'œuf, mais également pour l'examen des phases successives du développement de l'embryon hexacanthe. Les œufs sont soumis sur porte-objet à l'action d'une solution d'acide osmique à 1 %; puis traités pendant une heure environ par de l'alcool au tiers, lavés ensuite à l'eau distillée et soumis pendant deux ou trois jours à l'action du picrocarmin. Après ce temps, on remplace la matière colorante par de la glycérine picrocarminatée. Les noyaux se montrent alors colorés en rose, les nucléoles en rouge vif; le protoplasme des cellules se teinte peu; souvent même il ne se colore pas du tout. Cette méthode donne d'excellents résultats,

sans qu'il soit besoin de prendre de précautions ultérieures, quand il s'agit de préparer les premiers stades du développement. Mais l'enveloppe chitineuse qui à un moment donné se forme autour de l'embryon ne se laisse que très imparfaitement traverser par les réactifs; il en résulte qu'il est difficile d'agir sur l'embryon hexacanthe, qui d'habitude se flétrit dans son enveloppe et reste entièrement incolore au milieu de ses enveloppes cellulaires dont les noyaux sont parfaitement colorés. Avec un peu d'habitude on réussit très bien à enlever, au moyen de papier à filtrer, une quantité suffisante de liquide pour que le couvre-objet, exerçant sur les embryons une pression modérée, détermine la rupture de l'enveloppe chitineuse. Très souvent l'embryon est expulsé au moment de la déchirure de l'enveloppe, sans subir aucune altération : on le retrouve alors parfaitement intact dans l'espace circonscrit par la coque d'une part et par l'enveloppe chitineuse de l'autre (fig. 27). Ainsi libéré, l'embryon subit l'action de l'acide osmique et des matières colorantes et les cellules qui le constituent se maintiennent en bon état dans des préparations permanentes. Je conserve depuis plus de deux ans des préparations qui ne valent plus ce qu'elles étaient au début, mais sur lesquelles il est encore aisé de constater tous les faits que je vais décrire.

En ce qui concerne la constitution de l'œuf avant la segmentation, on constate avec une parfaite netteté, par l'examen des préparations colorées, la constitution du germe telle que je l'ai décrite plus haut et telle que je l'ai représentée planche XII, figures 1 et 2.

Le germe est entouré par une couche peu épaisse de matière deutoplasmique homogène, hyaline, incolore et transparente, tenant en suspension quelques rares granules foncés, parmi lesquels il s'en trouve un ou deux plus volumineux que les autres, à contours irréguliers et finement ponctués. Ceux-ci ne paraissent pas formés de matières grasses, car ils ne se colorent ni en brun, ni en noir par l'acide osmique. La couche deutoplasmique n'a pas partout la même épaisseur, l'œuf présentant habituellement une forme ovoïde, quelquefois même pyriforme. Cependant cette forme n'est pas constante: un certain nombre d'œufs sont à peu

près sphériques; dans ce cas le germe occupe d'habitude, dans l'espace circonscrit par la coque, une position excentrique.

La coque est probablement un produit de sécrétion de la paroi épithéliale de l'ootype. Elle est généralement ovoïde, quelquefois pyriforme ou sphéroïdale. Elle est très mince et parfaitement transparente. La plupart des œufs portent les uns à l'un de leurs pôles, les autres à leurs deux pôles (pl. XII, fig, 4), un prolongement filiforme, de longueur variable. Le plus souvent ces filaments sont élargis à leur base, et s'effilent graduellement jusqu'à leur extrémité. La plupart sont pleins; rarement ils sont creux et l'on peut voir alors que leur cavité communique avec l'espace circonscrit par la coque (pl. XII, fig. 9). Dans des œufs de *T. saginata,* qui portent des filaments semblables généralement très ténus, mais quelquefois plus larges et dans ce cas tubulaires, j'ai vu des granulations du deutoplasme s'engager dans l'intérieur de ces prolongements de la coque. Un certain nombre d'œufs en sont dépourvus, soit qu'ils manquent effectivement, soit qu'ils aient été brisés quand on a dilacéré le proglottis pour mettre les œufs en liberté.

Je pense que ces prolongements sont réellement des dépendances de la coque; peut-être résultent-ils de ce que la substance sécrétée par l'épithélium de l'ootype ne se dépose pas seulement autour de l'œuf en voie de formation, mais aussi au delà et en deçà du lieu de formation de l'œuf proprement dit, dans les canaux qui relient l'ootype à l'utérus d'une part, au germigène et aux deutoplasmigènes de l'autre. Je n'ai jamais observé plus de deux prolongements filiformes sur un même œuf.

J'ai décrit il y a longtemps des formations semblables chez le *Tænia bacillaris.* Cependant les filaments polaires de cette espèce m'ont paru être constamment des tubes terminés en cul-de-sac d'un côté, ouverts de l'autre dans la cavité de l'œuf. De plus ces productions m'ont semblé faire constamment défaut au début du développement et apparaître seulement dans le cours du développement de l'embryon.

Comme je l'ai dit plus haut, il existe dans les œufs du *Tænia saginata* (*mediocanellata*) des filaments polaires identiques à ceux

que l'on trouve chez le *T. serrata*. J'ai appelé l'attention de Leuckart sur ces prolongements filiformes des œufs de *Tænia*. Il les a observés depuis chez le *T. serrata* et le *T. marginata* et figurés d'après ces espèces (page 413); il a reproduit aussi, dans sa nouvelle édition (pages 568), les croquis que je lui ai envoyés des œufs de *Tænia mediocanellata*.

Peut-être ces prolongements sont-ils comparables aux filaments que portent les œufs de beaucoup de Trématodes ectoparasites et qui paraissent jouer le même rôle que les prolongements multiples de la coque de l'œuf des Scyllium, Pristiurus et autres Sélaciens qui fixent leurs œufs aux plantes marines ou à des polypiers. Si ces filaments que portent les œufs des Cestodes ont réellement une valeur morphologique, leur présence s'expliquerait en admettant que les formes ancestrales des Cestodes actuels ont pondu des œufs constitués comme ceux de beaucoup de Trématodes ectoparasites, et qu'au moment de la ponte ils fixaient leurs œufs à des corps étrangers. Le fait que les œufs des Bothriocéphales se développent dans l'eau et exigent des semaines ou des mois pour donner naissance à une larve ciliée vient à l'appui de cette hypothèse.

L'œuf ne tarde pas à prendre une forme sphéroïdale et son volume s'accroît notablement avant même que le premier plan de segmentation apparaisse. Je ne puis donner aucun renseignement ni sur la disparition de la vésicule germinative, ni sur les phénomènes de la fécondation, ni sur la formation des corps directeurs. Dans trois œufs j'ai vu sur le frais un filament très long, tordu sur lui-même, qui paraissait se terminer à un bâtonnet réfringent et se trouvait suspendu dans le liquide deutoplasmique (fig. 6). Il est probable que c'étaient là des spermatozoïdes. Néanmoins, je n'ai pas vu ces filaments se mouvoir dans la coque et les trois œufs dans lesquels je les ai observés étaient déjà en voie de segmentation.

Moniez dit avoir observé les globules polaires chez plusieurs Cestodes et particulièrement chez le *Tænia cucumerina*. J'ai trouvé assez fréquemment sur le vivant, aussi bien dans des œufs non encore segmentés que dans des œufs en voie de

segmentation, le plus souvent un, quelquefois deux petits corps assez réfringents, habituellement discoïdes, qui étaient peut-être des globules polaires (fig. 4, 6, 9, 11, 15, 19). S'il s'était agi d'œufs ordinaires, si le liquide enveloppant le vitellus eût été du liquide périvitellin, je n'aurais guère hésité à considérer ces petits corps comme homologues aux globules polaires. Mais les rencontrant ici dans le liquide nutritif d'un œuf complexe, liquide qui renferme fréquemment des globules deutoplasmiques de volume variable, je ne voudrais rien affirmer quant à la signification de ces éléments. Je dois ajouter cependant que l'on rencontre quelquefois sur des préparations colorées, suspendus dans le deutoplasme, tantôt un, quelquefois deux globules colorés en rose pâle, et que l'on peut supposer formés de matière nucléaire, attendu que les granules du deutoplasme ne se colorent pas par le carmin (fig. 8, 10 et 13). Mais il est impossible de reconnaître en eux les petits corps réfringents que l'on rencontre quelquefois sur le frais, et tant qu'il n'est pas prouvé que ces éléments sont rejetés par la cellule-œuf, il serait téméraire de se prononcer sur leur origine ovulaire.

La segmentation. — A côté des œufs non encore segmentés que je viens de décrire, on en trouve, en grand nombre, qui renferment deux blastomères (fig. 4 à 8). Ces deux blastomères ont des caractères fort différents : l'un plus volumineux, clair, homogène ou finement granulé, limité par un contour plus pâle, est pourvu d'un gros noyau sphérique renfermant lui-même un, quelquefois deux ou même trois nucléoles très apparents ; ces nucléoles se colorent en rouge vif, alors que le noyau prend une teinte rose pâle uniforme. L'autre, plus petit, est peu transparent, parce qu'il renferme un nombre plus ou moins considérable de globules très réfringents dont le volume varie beaucoup. Il est limité sur le vivant par un contour beaucoup plus foncé et l'on n'y distingue alors aucun noyau. Mais si l'on a traité par la méthode indiquée plus haut, on distingue tantôt au milieu des globules brillants, tantôt à la périphérie du blastomère, un beau noyau également sphérique, beaucoup plus petit que le noyau de l'autre

blastomère. Il est toujours pourvu d'un nucléole unique, qui se colore en rouge vif par le carmin (fig. 5, 7 et 8).

Tandis que le premier blastomère ressemble beaucoup au germe de l'œuf non segmenté, le second a des caractères si particuliers que l'on n'est guère tenté de le considérer au début comme un globe de segmentation dérivé du germe par voie de division. Ce qui contribue à fortifier le doute, c'est que le blastomère homogène posséde, à lui seul, le volume du germe primitif, et l'on croirait avoir affaire à un œuf non segmenté. Mais la présence d'un noyau cellulaire au milieu des globules réfringents démontre la nature cellulaire de la masse granuleuse, et comme il n'existe dans l'œuf non segmenté d'autre cellule que la cellule-œuf, la cellule granuleuse ne peut avoir d'autre origine que le germe lui-même.

Ce qui prouve du reste qu'il en est bien ainsi, c'est que l'on trouve çà et là, à côté des œufs à deux blastomères, des œufs non encore segmentés, mais dans lesquels le germe a subi des modifications importantes (fig. 3). Le germe considérablement agrandi est pourvu non plus d'un, mais de deux noyaux, l'un plus volumineux, l'autre beaucoup plus petit; le corps protoplasmique homogène autour du gros noyau est fortement chargé de globules réfringents tout autour du petit noyau. Il ressort avec évidence de l'étude comparée des jeunes œufs qu'avant de se segmenter le germe augmente beaucoup de volume, que deux noyaux se montrent dans son protoplasme, que des globules réfringents apparaissent dans l'un de ses hémisphères et que la première segmentation ne s'accomplit que plus tard.

On distingue fréquemment dans la partie claire du germe en voie de segmentation un corps lenticulaire tout particulier, homogène sur le frais, se colorant en jaune brun par le picro-carmin; il est tantôt circulaire, tantôt ovalaire; après la première segmentation on le retrouve fréquemment dans le blastomère homogène (fig. 3, 5, 6, 7). Des corps semblables se retrouvent à diverses phases de la segmentation (fig. 10, 11, 13, 14, 20), et leur nombre augmente en même temps que leur volume diminue. Il est probable qu'ils se divisent en même temps que le noyau

quand la cellule se multiplie. J'ignore absolument quelle est la signification de ces corps. Je n'ai trouvé que deux fois un corps de ce genre dans le blastomère chargé de globules (fig. 20).

A raison du rôle très différent que jouent les deux premiers blastomères dans la formation de l'embryon je désignerai le blastomère homogène sous le nom de *globe embryogène*, le blastomère à globules sous le nom de *cellule granuleuse*. L'embryon hexacanthe dérive du premier; le second n'intervient en rien dans sa formation : à toutes les phases de la segmentation on le retrouve à côté des cellules embryonnaires, et quand l'embryon hexacanthe est formé, on le voit encore, avec ses caractères primitifs, entre l'enveloppe chitineuse et la coque distendue. Cette cellule granuleuse ne subit aucune division ultérieure; elle conserve son petit noyau sphérique; mais elle augmente de volume et se charge de plus en plus de globules réfringents. Ces globules ne se colorent pas par l'acide osmique et ne se dissolvent pas dans l'alcool; ils ne sont donc pas formés par une matière grasse. Dans les préparations conservées depuis longtemps dans la glycérine les globules se sont fondus en une masse unique bosselée, très réfringente, brillante et à reflets bleuâtres (fig. 12, 21, 22, 23 et 24).

La même cellule granuleuse se trouve chez le *T. saginata*, chez le *T. solium* et probablement aussi chez les autres Ténias à cysticerques vésiculeux. Chez les deux premiers j'ai pu m'assurer, en faisant apparaître le noyau au moyen des matières colorantes, de la nature cellulaire de cet amas granuleux qui a été signalé depuis longtemps, à côté de l'embryon, dans les œufs de ces espèces. Je ne puis m'expliquer comment il se fait que Leuckart, qui a étudié avec soin le développement du *T. serrata*, et qui a figuré le développement de ce Ver (nouvelle édition page 413), n'ait ni signalé, ni représenté dans les premiers stades de la segmentation cette cellule granuleuse qui, à raison des globules réfringents qu'elle renferme, saute aux yeux avant tout autre détail, si l'on examine de jeunes œufs de ces espèces. Dans les figures qu'il donne des phases plus avancées du développement il a représenté la masse granuleuse; il l'a signalée déjà

dans sa première édition, mais il n'a reconnu ni son origine, ni sa valeur histologique.

Voici ce qu'il en dit : « Aber auch da, wo diese Hüllen im Umkreis der eben erwähnten Schale gewöhnlich fehlen, wie bei den grössern Blasenbandwürmern, bemerkt man besonders bei vorsichtiger Entleerung der Eier gelegentlich auf derselben noch eine membranös begrenzte eiweissartige Umhüllung, die *neben dem beschalten Embryo meist noch eine Anzahl fettig glänzender, oft auf einen grössern Haüfen zusammengeballter Körner in sich einschliesst.* » Il considère bien à tort ce « Körnerhaufen » comme le reste du deutoplasme de l'œuf dans lequel se seraient déposés pendant le développement de l'embryon des granules brillants et des gouttelettes d'une substance réfringente.

A côté d'œufs à deux blastomères on en trouve qui en renferment trois (fig. 9 à 13). Un des trois affecte des caractères tout particuliers : c'est la cellule granuleuse; les deux autres, dépourvus de globules réfringents sont semblables entre eux. Ils sont formés l'un et l'autre d'un corps protoplasmique homogène, délimité par un contour pâle; ils sont pourvus tous deux d'un gros noyau sphérique à un ou à plusieurs nucléoles. Souvent on trouve aussi dans chacun d'eux un corps lenticulaire de forme ovale. Quelquefois ces deux globes ont le même volume; d'autres fois l'un est un peu plus petit que l'autre. Tantôt ils sont accolés entre eux et unis aussi à la cellule granuleuse; d'autres fois ils sont entièrement séparés l'un de l'autre. Ceci s'observe non-seulement sur les préparations conservées, mais également sur le vivant lorsqu'on fait l'examen soit dans une solution d'albumine, soit dans l'humeur aqueuse du lapin, soit dans le serum naturel, soit enfin, dans le serum artificiel de Kronecker. Cette faculté qu'ont les cellules embryonnaires de se séparer les unes des autres et de se disséminer sans ordre dans le liquide deutoplasmique, s'observe également aux phases ultérieures de la segmentation. On ne peut admettre que ce soit là un indice de la mort de l'œuf; car cela s'observe sur des œufs retirés de proglottis vivants et examinés dans l'un quelconque

des liquides indifférents que j'ai énumérés. D'ailleurs, on voit sur une même préparation des œufs à cellules disséminées à côté d'autres dans lesquels les cellules sont toutes accolées les unes aux autres par des faces planes et l'on peut observer ces derniers pendant des heures entières sans voir les cellules, ni changer de forme, ni se détacher les unes des autres. Enfin, la majorité des œufs en segmentation que l'on examine sans l'addition d'aucun liquide montrent la même particularité.

Sur une de mes préparations colorées j'ai trouvé un œuf montrant la cellule embryogène en voie de division (fig. 8) à la place d'un grand noyau nucléolé. On y voit un large espace clair, doliforme, aux deux extrémités duquel on aperçoit un corps coloré en rose. A chacun des pôles nucléaires de la cellule en voie de division on découvre un corps lenticulaire. Cette observation démontre, ce que l'examen des caractères des cellules suffirait du reste à établir, que les deux cellules claires du stade à trois blastomères proviennent de la cellule embryogène.

A partir de ce stade il ne m'est pas possible de décrire exactement la succession des phénomènes, ni surtout la filiation des cellules. Jamais je n'ai eu sous les yeux de stade comme celui que Leuckart a figuré (fig. 176, n° 3) et qui se caractérise par la présence de quatre blastomères d'égales dimensions.

On trouve fréquemment des stades comme ceux que j'ai représentés (fig. 14 à 19) dans lesquels, indépendamment de la cellule granuleuse et de deux grands blastomères homogènes (macromères), on trouve deux, trois, quatre ou cinq cellules également très claires, mais beaucoup plus petites (micromères). Tantôt ces petites cellules sont toutes d'égal volume, d'autres fois il n'en est pas ainsi; dans quelques œufs elles sont adjacentes entre elles et accolées aux macromères; dans d'autres, elles sont séparées les unes des autres. Elles ne paraissent jamais disposées suivant un ordre régulier. Les micromères proviennent bien certainement des deux macromères primitifs; mais je ne connais pas l'ordre de leur filiation.

J'ai représenté figure 20 un stade caractérisé par la présence de seize cellules. Ces cellules sont de trois catégories : *a*) la première comprend la cellule granuleuse; *b*) la seconde se constitue de trois grandes cellules claires, pourvues chacune d'un très gros noyau à nucléole unique fort apparent; *c*) la troisième comprend douze cellules claires, beaucoup plus petites que les précédentes; leur corps protoplasmique est aussi très clair, finement granulé et chacune d'elles possède un noyau nucléolé. Les petites cellules, quoique adjacentes entre elles, forment un amas irrégulier. Ces petites cellules n'ont pas non plus des dimensions identiques. Mais ce qui est caractéristique de ce stade. c'est que les cellules des deux premières catégories, toujours au nombre de quatre, forment ensemble une calotte qui par sa concavité se moule sur l'amas des petites cellules. Quelque-fois, comme dans l'œuf que j'ai figuré, les trois cellules de la seconde catégorie sont adjacentes entre elles; mais le plus souvent deux d'entre elles sont séparées de la troisième par la cellule granuleuse. Je donnerai dorénavant à l'ensemble des grandes cellules le nom de *couche albuminogène*; j'appellerai *masse embryogène* le groupe des petites cellules.

Leuckart a figuré un stade voisin de celui dont il vient d'être question (fig. 176, n°s 4 et 5). La cellule granuleuse n'est pas indiquée.

J'ai eu sous les yeux un grand nombre de stades intermédiaires, par le nombre des cellules, entre celui que je viens de décrire et le précédent ; néanmoins je ne puis indiquer avec certitude l'ordre de filiation des cellules.

Au stade suivant la couche albuminogène constituée toujours par trois cellules à gros noyaux sphériques, entre lesquelles se trouve intercalée la cellule granuleuse, cette couche s'est étendue de façon à envelopper de toutes parts la masse embryogène (fig. 21 et suiv.). On ne distingue plus les limites de ces cellules dont les corps protoplasmiques, devenus extrêmement clairs, se sont considérablement gonflés. Aussi ces cellules ont-elles en partie envahi l'espace délimité par la coque déjà fort distendue.

Elles ont donné naissance à leur surface à une membrane anhyste très mince.

Les petites cellules se sont rapidement multipliées. Il n'est plus possible de déterminer leur nombre. Elles forment ensemble un corps ovoïde entouré de toutes parts par la couche albuminogène. La plupart de ces cellules ont une forme polyédrique : celles qui confinent à la surface sont seules délimitées extérieurement par un contour convexe. Leurs noyaux apparaissent clairement à raison de leur coloration rose sur les préparations au picrocarmin. Leur volume varie peu. Cependant d'un côté de la masse embryogène se voient quelques cellules, le plus souvent trois ou quatre, quelquefois cinq, qui affectent une forme toute particulière et qui se distinguent à première vue par leurs noyaux beaucoup plus volumineux que les autres ; ceux-ci sont pourvus chacun d'un gros nucléole fortement coloré en rouge sur les préparations conservées. Les autres noyaux de l'amas embryogène *sont dépourvus de nucléoles*. Les cellules qui renferment ces gros noyaux sont toutes superficiellement placées ; elles sont adjacentes entre elles, elles sont aplaties et forment à la masse embryonnaire un revêtement incomplet. Ce revêtement qui a la forme d'une coupe ne recouvre d'abord qu'une moitié environ de l'embryon. Les cellules toutes particulières qui forment cette calotte moulée par sa concavité sur le reste de la masse embryogène après s'être étendues en surface, tendent à recouvrir de plus en plus complètement celle-ci qui devient l'embryon hexacanthe, tandis que les cellules de la couche de revêtement ne prennent aucune part directe à la formation de l'embryon : elles vont produire l'enveloppe chitineuse. C'est pourquoi j'ai donné à la couche formée par ces quelques cellules le nom de *couche chitinogène*. Leuckart ne paraît pas avoir aperçu cette couche cellulaire dont les noyaux se retrouvent, à tous les stades subséquents, à la face interne de l'enveloppe chitineuse, en dehors de l'embryon.

Le stade suivant se caractérise par l'apparition de l'enveloppe chitineuse et la formation des six crochets de l'embryon (fig. 26 et suivantes).

La couche albuminogène n'a guère changé : on distingue toujours aux côtés de la cellule granuleuse trois grands noyaux sphériques ou ovoïdes, parfaitement réguliers et pourvus chacun d'un gros nucléole très apparent. Les corps protoplasmiques de ces cellules se sont transformés en une substance albuminoïde presque homogène sur le vivant. On peut reconnaître sans peine que la matière albuminoïde est retenue par une mince membrane, déjà signalée par Leuckart (2). La couche albuminoïde plus épaisse du côté où se trouvent la cellule granuleuse et les trois noyaux des cellules albuminogènes, est, au contraire, très mince de l'autre côté de l'embryon.

La couche chitinogène, formée par trois, quatre ou cinq cellules, a complètement enveloppé l'embryon. Ces cellules ont donné naissance à une couche continue, à peu près également épaisse sur tout le pourtour de l'embryon, d'une matière homogène, brillante, mais uniformément teintée en jaune pâle. Les limites des cellules n'apparaissent plus; mais leurs noyaux nucléolés ont augmenté de volume, au point d'atteindre à peu près les dimensions que présentent les noyaux des cellules albuminogènes. Ces noyaux s'observent presque toujours dans le voisinage les uns des autres. Indépendamment de ces noyaux la couche chitinogène renferme un assez grand nombre de petits globules réfringents (fig. 25 et 26). C'est à sa périphérie que la couche chitinogène s'est différenciée en une membrane jaune pâle. Cette membrane chitineuse, d'abord très mince, augmente rapidement d'épaisseur et sa coloration devient plus foncée; elle passe du jaune au brun.

L'embryon hexacanthe se montre constitué de deux couches de cellules. La couche enveloppante se compose de cellules à limites peu distinctes, à noyaux ordinairement plus volumineux et à corps protoplasmique un peu plus foncé. La masse enveloppée, plus claire, a des noyaux plus pâles et d'habitude plus petits. La couche enveloppante n'entoure que partiellement la masse médullaire. Celle-ci arrive à la surface de l'embryon suivant une zone circulaire, très nettement circonscrite chez un

certain nombre d'embryons (fig. 25). Les crochets, au nombre de trois paires, se développent dans l'épaisseur de la couche cellulaire externe, entre les cellules qui la constituent (fig. 26). Ils sont dirigés perpendiculairement à la surface et paraissent être, au début, de simples bâtonnets rectilignes très grêles, qui augmentent progressivement de largeur et de longueur.

Au dernier stade (fig. 27) les noyaux de la couche albuminogène aussi bien que ceux de la couche chitinogène ont considérablement diminué de volume; ils ont perdu leurs nucléoles et ne se teintent plus que faiblement par le picrocarmin. Ceux de la couche albuminogène paraissent s'être rétractés et n'occupent plus qu'incomplètement des cavités ovoïdes creusées dans la matière albumineuse (fig. 27).

L'enveloppe chitineuse a beaucoup augmenté d'épaisseur ; on voit très bien ses limites sur des œufs dont l'enveloppe chitineuse a été rompue par pression et chez lesquels l'embryon a été expulsé (fig. 27.) Cette enveloppe prend la forme d'un ellipsoïde de révolution dans presque tous les œufs comprimés; très rarement elle reste sphérique. Sa rupture, sous l'influence de la pression exercée par le couvre-objet, se fait toujours suivant le petit axe de l'ovoïde et les lèvres de la déchirure, toujours irrégulière, sont déchiquetées. L'enveloppe chitineuse est limitée extérieurement par un contour parfaitement régulier ; c'est qu'elle est constituée à sa surface par une mince lamelle homogène, tandis que, à la face interne de celle-ci, se trouve appliquée et intimement unie une couche de petits cylindres juxtaposés, qui forment ensemble une membrane striée radiairement. Ces petits cylindres s'allongent suivant leur grand axe et l'enveloppe chitineuse gagne d'autant en épaisseur. Que les éléments qui donnent à l'enveloppe son apparence striée sont bien des cylindres et non des prismes, c'est ce que l'on voit parfaitement en examinant la surface de la membrane. On voit alors les bases de ces petits cylindres marquées par des contours circulaires, parfaitement égaux et équidistants. Ces bases apparaissent comme

de petits globules brillants. La lamelle extérieure de l'enveloppe chitineuse est formée d'une matière molle et homogène. On peut s'en assurer en examinant des œufs vivants. On observe assez fréquemment des boursouflures de cette lamelle superficielle. La couche chitinogène donne donc naissance à trois zones concentriques enveloppant immédiatement l'embryon : la lamelle externe, la couche des bâtonnets cylindriques et la zone interne qui paraît, elle aussi, striée radiairement (fig. 27) et dans laquelle les noyaux des cellules chitinogènes persistent pendant longtemps.

Quand l'embryon est arrivé à maturité, la coque de l'œuf se flétrit et disparaît en même temps que la couche albumineuse. L'embryon reste entouré seulement par les enveloppes qui proviennent de la différenciation progressive de la couche chitinogène. Les éléments cellulaires générateurs de cette couche disparaissent, eux aussi, pour ne persister que dans les enveloppes qu'ils engendrent.

La couche des bâtonnets devient très épaisse ; elle paraît se développer aux dépens de la zone interne.

II. TÆNIA SAGINATA, Goeze.

Je n'ai pas étudié aussi complètement le développement embryonnaire du *Tænia saginata* que celui du *Tænia serrata*. Néanmoins les stades que j'ai eus sous les yeux sont si semblables aux phases correspondantes du *Ténia du chien*, que je crois pouvoir affirmer que dans ces deux espèces l'évolution procède d'une manière identique.

1° L'œuf du *Tænia saginata*, constitué comme celui du *Tænia serrata*, montre les mêmes prolongements filiformes de la coque. Ces prolongements, généralement plus grêles et souvent plus longs que chez le *T. serrata*, ne présentent pas d'habitude d'élargissement conoïde à leur base. Ils ont plutôt l'apparence de bâtonnets rigides. Ils sont quelquefois un peu renflés à leur extrémité libre ; mais le plus souvent ils sont étirés en pointe. On les retrouve, beaucoup plus fréquemment que chez le *T. serrata*, sur des œufs plus avancés dans leur développement.

2° L'apparition du premier plan de segmentation détermine la division du germe en deux cellules ; l'une, fortement chargée de granules réfringents, se retrouve peu modifiée à tous les stades ultérieurs de l'évolution, entre les cellules albuminogènes; l'autre est la cellule embryogène.

3° Chez le *Tænia saginata,* comme chez le *Tænia serrata,* une couche albuminogène, formée d'ordinaire de trois cellules, constitue, avec la cellule granuleuse, une première enveloppe cellulaire à l'embryon.

4° Comme chez le *T. serrata* il existe une couche chitinogène spéciale ; elle est formée d'un petit nombre de cellules. On retrouve encore les noyaux de ces cellules entre l'enveloppe chitineuse et l'embryon hexacanthe, quand déjà les enveloppes externes ont complètement disparu.

III. TÆNIA POROSA.

Pendant mon séjour à Leervig (Stordö, Norwège), au mois de septembre dernier, j'ai eu l'occasion d'examiner les embryons d'un Ténia trouvé dans l'intestin d'un Larus. Je crois pouvoir identifier ce Cestode au *Tænia porosa* de Rudolphi.

Je n'ai pas fait une étude suivie du développement de ce Ténia ; mais l'examen de l'embryon m'a révélé quelques faits intéressants que je crois pouvoir signaler ici (fig. 30, 31 et 32).

L'embryon présente une structure assez complexe que je n'ai pu débrouiller complètement. J'ai pu reconnaître cependant 1° que l'embryon possède une couche cutanée bien délimitée, dont l'épaisseur varie d'un point à l'autre de la surface du corps (fig. 31) ; 2° que les crochets ont leur lame dans la couche cutanée, leur manche dans les tissus sous-jacents; 3° que les tissus qui constituent le parenchyme du corps de l'embryon sont traversés par des fibres que je suppose être de nature musculaire. Parmi ces fibres il en est qui s'insèrent à l'extrémité profonde des crochets ; d'autres, dirigées transversalement près de l'extrémité

postérieure du corps, paraissent s'insérer à une plaque médiane qui divise l'extrémité postérieure de l'embryon en deux moitiés parfaitement semblables (fig. 30).

Mais ce qui rendait ces embryons particulièrement intéressants, c'était leur symétrie bilatérale parfaite, indiquée par la forme extérieure du corps, par la disposition des crochets, enfin par chaque détail de leur structure interne.

Ces embryons, examinés vivants, ont été ensuite traités par l'acide osmique et colorés par le carmin de Beale. Ce mode de préparations a permis de les conserver et a eu en outre l'avantage de faire apparaître les noyaux des enveloppes de l'embryon. Sous la coque de l'œuf parfaitement sphérique se voient, à deux pôles opposés de la sphère, deux noyaux de cellules colorés en rose (fig. 30). Ces noyaux décèlent l'existence de deux cellules, convexes d'un côté, concaves de l'autre. Le corps de ces cellules est formé par une matière très claire, finement ponctuée. Elles représentent probablement les cellules albuminogènes du *T. serrata* et du *T. saginata*; par leur concavité elles se moulent sur une seconde membrane anhyste, marquée par un double contour aussi net que celui qui correspond à la coque. Cette membrane délimite extérieurement un espace assez étendu, absolument dépourvu de tout élément cellulaire et rempli d'une substance homogène. Puis vient une capsule ovoïde, formée d'une matière très réfringente, et, sous cette membrane, on trouve dans tous les œufs quelques noyaux de cellules. Le nombre de ces noyaux est assez variable.

N'ayant pu étudier le développement de ces embryons, je ne puis établir de parallèle certain entre les enveloppes de l'embryon du *Tænia porosa* et celles des espèces précédemment étudiées; néanmoins l'examen de quelques stades jeunes, imparfaitement conservés, m'amène à penser que les diverses membranes sous-jacentes à la couche albuminoïde sont engendrées par les cellules qui, dans l'œuf mûr, sont logées entre la capsule interne et l'embryon. Si ces cellules sont homologues à la couche chitinogène du *T. serrata*, les deux membranes avec la substance

homogène interposée correspondraient à l'enveloppe chitineuse des Ténias étudiés plus haut. Dans des stades jeunes, on ne voit aucune trace de la capsule interne et les noyaux se trouvent alors beaucoup plus éloignés de l'embryon. A aucun stade du développement je n'ai vu de trace de la cellule granuleuse.

Interprétation des faits.

Nous pouvons nous demander, après avoir fait un exposé purement objectif des faits, s'il est possible de les interpréter et de rattacher le développement des Cestodes à celui des autres Métazoaires et des autres Platodes en particulier.

I. Et d'abord qu'est-ce que cette couche albuminogène dont les cellules énormément développées forment, avec la cellule granuleuse, une enveloppe complète autour de l'embryon? Il ne me paraît guère douteux qu'elle ne soit homologue à la membrane cellulaire que j'ai signalée, il y a longtemps déjà, chez le *Tænia bacillaris*. C'est là aussi l'opinion de Leuckart.

Les variations dans le nombre des cellules qui interviennent dans la formation de l'enveloppe ne peuvent évidemment être invoquées contre cette manière de voir; le *Tænia serrata* et le *Tænia saginata* constituent du reste, à ce point de vue, des formes de transition entre le *T. porosa* où le nombre de ces cellules est réduit à deux et le *T. bacillaris* où il est considérable.

Cette enveloppe cellulaire des Ténias est homologue d'ailleurs à la robe ciliée des Bothriocéphales. Le développement est le même, que la membrane soit ciliée ou qu'elle ne le soit pas. Mecznikow a montré que, tandis que chez la plupart des Bothriocéphales la membrane cellulaire se recouvre de cils vibratiles, chez le *B. proboscideus* la tunique cellulaire périphérique ne devient jamais ciliée. Il n'y a donc aucune différence sous ce rapport entre le développement du *Bothriocephalus proboscideus* et celui du *Tænia bacillaris*.

Nous sommes donc autorisé à supposer que la couche albu-

mineuse des Ténias n'est qu'un dernier vestige d'une membrane embryonnaire primitivement ciliée, qui a perdu ces cils chez des formes dérivées des premières; le nombre des cellules a progressivement diminué, la membrane étant devenue un organe rudimentaire. Une enveloppe provisoire ciliée existait probablement chez les Cestodes primitifs et permettait à leurs embryons de nager dans l'eau après leur éclosion. Cette enveloppe ciliée s'est conservée chez les Bothriocéphales; elle se retrouve à l'état rudimentaire chez les Téniens.

Mais si l'enveloppe cellulaire du *Tœnia bacillaris* se forme comme la tunique ciliée des Bothriocéphales par voie de *délamination*, il n'en est pas ainsi de la couche albuminogène des autres Ténias : celle-ci se complète par épibolie. N'est-ce pas là une objection de nature à élever des doutes sur le bien-fondé du rapprochement que nous venons de faire? Je ne le pense pas. Depuis longtemps Hæckel et Ray Lankester ont mis en lumière les liens qui rattachent l'un à l'autre ces deux processus en apparence fort différents que l'on a désignés sous les noms de délamination et d'épibolie; l'on peut par l'hypothèse d'une différenciation précoce comprendre facilement comment une membrane formée par délamination chez des formes ancestrales peut résulter d'une épibolie chez des formes dérivées.

Il résulte des faits que j'ai exposés plus haut, que, chez les Ténias, la formation de l'embryon hexacanthe succède à une *segmentation inégale* du germe. Le caractère distinctif de ce fractionnement se manifeste dès le début : nous voyons en effêt le germe se diviser en deux cellules très différentes : la cellule granuleuse d'une part, la cellule embryogène de l'autre. La cellule granuleuse, plus tard intercalée dans la couche albuminogène, est probablement, comme ces dernières, de nature ectodermique. Cette cellule présente, il est vrai, des caractères tout particuliers par lesquels elle se distingue de toutes les autres cellules qui dérivent de la cellule embryogène. Mais ce qui tend à montrer que ces particularités n'ont pas une grande portée, c'est que chez d'autres espèces (*T. bacillaris*, *T. porosa*) il n'existe aucune cellule caractérisée comme cellule granuleuse. Nous pensons que la cel-

lule granuleuse, de même que les cellules albuminogènes, font partie de l'ectoderme et qu'elles se forment par poussées successives aux dépens de cellules mixtes.

Ce fait de la formation *successive* de cellules ectodermiques aux dépens de globes mixtes (renfermant encore, outre la substance endodermique du futur embryon, des éléments capables d'engendrer ultérieurement de nouvelles cellules ectodermiques) est extrêmement fréquent dans les cas de segmentation inégale. On pourrait citer, pour le prouver, la plupart des Gastéropodes, des Ptéropodes, quelques Acéphales (*Anodon piscinalis,* d'après Flemming), plusieurs Turbellariés, la Bonellie, plusieurs Annélides, etc.

Si cette interprétation des faits est exacte, les cellules albuminogènes qui se différencient dès le début de l'évolution et se distinguent des cellules embryogènes, notamment par leur taille, ces cellules forment, avec la cellule granuleuse, le produit d'une sorte de mue ectodermique précoce. Ces cellules tendent à envelopper, par épibolie, l'amas des cellules embryogènes. Chez le *Tœnia bacillaris,* la différenciation de cette couche ectodermique superficielle est beaucoup plus tardive; elle ne se fait que quand l'ectoderme a déjà enveloppé complètement l'endoderme et s'il en est ainsi la mue ne peut ici se faire que par délamination. C'est probablement là le mode primitif de formation de cette membrane. Il se rencontre chez les Bothriocéphalides, où cette mue a sa raison d'être physiologiquement parlant; mais chez des formes dérivées, la mue devenant de plus en plus précoce, s'effectuant avant que l'ectoderme ait enveloppé complètement l'endoderme, la membrane ectodermique détachée a dû être incomplète au moment de sa formation. C'est ce qui existe chez les *T. serrata, T. marginata* et *T. saginata.* Elle s'étend secondairement et tend à recouvrir de plus en plus complètement l'embryon.

II. Des enveloppes provisoires, analogues à celle des Bothriocéphales, ne se forment pas que chez les Cestodes : le *Pilidium* et la larve de Desor sont comparables, à ce point de vue, à la larve des Bothriocéphales. Cette analogie a frappé plus d'un embryologiste ; mais Mecznikow a été le premier, je crois, à

établir ce rapprochement. Est-ce à dire qu'il faille considérer la robe ciliée des Bothriocéphales comme homologue de l'enveloppe larvaire de certains Némertiens? Je ne le pense pas. On pourrait invoquer plus d'une raison pour considérer le *Pilidium* non comme une forme ancestrale, mais bien plutôt comme le produit de l'adaptation de la larve ordinaire d'un Némertien aux conditions de la vie pélagique. La larve de Desor est, à n'en pas douter, une réduction secondaire du *Pilidium*.

La larve ciliée des Bothriocéphales est probablement, elle aussi, une forme adoptive et la facilité avec laquelle la couche superficielle de l'ectoderme a pu s'isoler, dans divers groupes de Platodes, pour donner naissance à une tunique provisoire, pourrait être avantageusement rapprochée de cet autre fait que nous a révélé l'étude du développement des Planaires et des Némertes, à savoir, que chez ces Turbellariés l'ectoderme donne naissance, par délamination, à plusieurs couches de cellules.

Chez la *Leptoplana tremellaris*, d'après Hallez, l'ectoderme donne naissance non-seulement à la couche épidermique superficielle, formée de cellules cylindriques ciliées, mais aussi à la couche des cellules à bâtonnets. D'après Barrois, les disques ectodermiques qui procèdent de l'enveloppe provisoire chez la larve de Desor, après s'être épaissis et s'être étendus de façon à constituer les téguments du futur Némertien, se divisent en deux couches: l'épiderme et la couche musculaire sous-jacente.

Une tendance à la différenciation en couches superposées, douées de propriétés particulières, a pu être une condition avantageuse à la formation de tuniques provisoires chez des larves appartenant à divers groupes de Platodes.

III. Si les Bothriocéphalides possèdent comme les Téniens une enveloppe cellulaire provisoire, on ne connaît jusqu'à présent, chez aucun Bothriocéphale, que je sache, d'enveloppe chitineuse ni par conséquent de couche chitinogène. La couche chitinogène et les membranes qui en dérivent sont des productions embryonnaire propres aux Téniens. Il y a lieu de supposer dès lors que cette membrane doit son origine au caractère particulier du parasitisme des Ténias ou plutôt aux différences entre les con-

ditions au milieu desquelles se font l'exclosion et les migrations des Ténias d'une part, des Bothriocephales de l'autre. Ces conditions étant différentes, il a pu apparaître, par suite de l'adaptation à un mode particulier d'existence de certaines larves, des caractères spécifiques qui leur sont propres. La formation d'une membrane chitineuse, produit de sécrétion de la larve, a pu être très avantageuse en tant que moyen de préservation à un embryon de Ténia alors qu'elle eût été inutile, à l'embryon hexacanthe d'un Bothriocéphale. Si une membrane cuticulaire s'est formée d'abord aux dépens des cellules superficielles du corps, on conçoit que chez des formes dérivées une couche spéciale de cellules épidermiques ait été affectée à la formation de cette membrane cuticulaire. Ce serait là un cas particulier d'une loi générale. De là la différenciation de l'ectoderme primitif en couche chitinogène et épiderme proprement dit. La différenciation de plus en plus précoce des cellules chitinogènes a amené la substitution du phénomène de l'épibolie, tel que nous l'observons chez le *Tænia serrata* et le *T. saginata*, à la délamination primitive.

IV. Il ressort clairement de l'exposé que j'ai fait plus haut, que l'embryon hexacanthe se constitue au début de deux couches cellulaires : une couche superficielle dans l'épaisseur de laquelle se forment les crochets chitineux et une masse médullaire incomplètement recouverte d'abord par la couche superficielle.

Ces deux couches sont-elles homologues aux deux feuillets primordiaux des autres Métazoaires? Il n'est pas possible, dans l'état actuel de nos connaissances, d'établir qu'il en est réellement ainsi; mais tout au moins est-il rationnel de le supposer. Des études ultérieures sur l'organisation et le développement de l'embryon hexacanthe sont nécessaires pour que l'on puisse se prononcer définitivement sur la question de savoir si les deux couches que j'ai signalées, au début de la formation de cet embryon, sont ou non homologues aux feuillets primordiaux de la *Gastrula*.

BIBLIOGRAPHIE.

(1) Édouard Van Beneden, *Recherches sur la composition et la signification de l'œuf.* Mém. cour. de l'Acad. roy. de Belg., t. XXXIV. Ce mémoire, déposé le 29 juillet 1868, n'a paru qu'au commencement de l'année 1870.

(2) Leuckart, *Die menschlichen Parasiten;* 1re édition, 1863 à 1876.

(3) G. Wagener, *Beit. zur Entw. der Eingeweidewürmer.* Nat. Verhandl., 1857.

(4) Kölliker, *Beiträge zur Entw. wirbelloser Thiere.* Müller's Archiv, 1843.

(5) Metschnikow, *Observat. sur le développement de quelques animaux.* Bull. de l'Acad. imp. de Saint-Pétersbourg, t. XIII, 1869.

(6) Schubart n'a pas publié ses observations. Après la mort de l'auteur, elles ont été communiquées par Verloren, avec dessins à l'appui, au Congrès des naturalistes de Bonn.

(7) Knoch, *Hist. nat. du Bothriocephalus latus.* Mém. de l'Acad. imp. de Saint-Pétersbourg. 7e sér., t. V.

(8) Leuckart, *Jahresberichte*, dans Archiv für Naturgeschichte.

(9) v. Willemoes-Suhm, *Helminthologische Notizen*, dans Zeits. für wiss. Zool., 1869 et 1870.

(10) Moniez, *Comptes rendus*, 1877, et *Bull. scient. du départ. du Nord*, 1879, t. X.

(11) R. Leuckart, *Die Parasiten des Menschen.* 2e édit., IIe fascicule, 1881.

EXPLICATION DES PLANCHES XII ET XIII.

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire.

Les figures 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 25, 26, 27, 28 et 29 sont agrandies 1185 fois. (Immersion 10 de Hartnack avec chambre claire du même constructeur.)

Les figures 21, 22, 23 et 24 sont dessinées d'après un grossissement de 905. (Immersion 7 de Seibert et chambre claire de Hartnack.)

Les figures 30, 31 et 32 sont agrandies 605 fois. (Objectif 8 de Hartnack avec chambre claire du même.)

Toutes les figures dans lesquelles les noyaux sont colorés ont été dessinées d'après des préparations faites d'après la méthode indiquée dans le texte. Les autres ont été dessinées d'après le vivant.

Fig. 1. L'œuf avant la segmentation.

— 2. Un autre œuf non segmenté

— 3. Le germe, devenu plus volumineux, renferme deux noyaux.

— 4. OEuf segmenté montrant la cellule embryogène et la cellule granuleuse.

— 5. Idem.

— 6 Idem Dans le liquide deutoplasmique se voit un filament spermatique.

— 7. Segmentation en deux. Le noyau de la cellule embryogène ne renferme pas de nucléole, mais plusieurs corpuscules réfringents qui ne se colorent guère par le carmin.

— 8. La cellule embryogène en voie de division.

— 9. Segmentation en trois blastomères.

— 10. Indépendamment des trois blastomères, l'œuf renferme deux corpuscules se colorant en rose par le picrocarmin. (Corps directeurs ?)

— 11. Même stade.

— 12. Idem d'après une préparation à la glycérine conservée depuis deux ans.

— 13. Mêmes corpuscules colorés que dans l'œuf représenté figure 10.

— 14. Outre la cellule granuleuse et deux macromères, l'œuf renferme deux micromères.

— 15. OEuf montrant trois micromères.

— 16 et 17. Un seul et même œuf, vu suivant sa face inférieure (fig. 16) et suivant sa face supérieure (fig. 17). Cinq micromères.

— 18 et 19. Deux autres œufs à cinq micromères.

Fig. 20. Indépendamment de la cellule granuleuse et de trois macromères (cellules albuminogènes), cet œuf renfermait douze micromères. A la coupe optique, on voyait huit micromères.

— 21. Cet œuf et les trois suivants ont été dessinés d'après des préparations conservées depuis deux ans. Les trois cellules albuminogènes, entre lesquelles se trouve intercalée la cellule granuleuse, forment une enveloppe complète autour de la masse embryogène. Celle-ci se constitue de l'embryon recouvert sur l'une de ses moitiés d'une calotte hémisphérique formée de quatre cellules plates. Les noyaux de deux de ces cellules se voient à la coupe optique.

— 22. Idem. La couche chitinogène est encore incomplète.

— 23 et 24. La couche chitinogène enveloppe de toutes parts l'embryon.

— 25. On distingue les deux couches cellulaires qui entrent dans la composition de l'embryon. Un ovale régulier marque la limite d'extension de la couche externe de l'embryon.

— 26. Les trois paires de crochets ont apparu dans la couche externe de l'embryon. Les noyaux de la couche chitinogène ont atteint leur maximum de développement.

— 27. Les noyaux des deux enveloppes cellulaires de l'embryon ont diminué de volume; ils ont perdu leurs nucléoles. L'enveloppe chitineuse se montre constituée de trois membranes. L'embryon hexacanthe a été expulsé de ses enveloppes.

— 28. Stade un peu plus avancé. L'embryon hexacanthe est resté incolore.

— 29. Un embryon ayant l'apparence d'une *Gastrula*. Cette apparence est accidentelle : elle est déterminée par la présence d'un corps réfringent volumineux dans la couche chitinogène.

— 30. Embryon hexacanthe entouré de ses enveloppes de *Tænia porosa*. (Prép. au carmin de Beale.)

— 31 et 32. Embryon du même montrant une structure complexe et une symétrie bilatérale évidente.

RECHERCHES

SUR

L'ORGANISATION DES ASCIDIES SIMPLES.

SUR L'HYPOPHYSE

ET

QUELQUES ORGANES QUI S'Y RATTACHENT

CHEZ

ASCIDIA COMPRESSA ET PHALLUSIA MAMMILLATA;

PAR CHARLES JULIN,

Assistant du cours d'embryologie à l'Université de Liége.

Planche XIV.

DEUXIÈME COMMUNICATION.

J'ai récemment publié une étude (1) sur un organe glandulaire que l'on rencontre chez les Ascidies simples, appliqué immédiatement à la face inférieure du cerveau. Le conduit excréteur de cette glande, situé sur la ligne médio-dorsale du corps vient s'ouvrir dans la région buccale, en avant du sillon péricoronal, à la surface d'un tubercule, par un orifice dont la forme varie chez les différentes espèces. J'ai établi l'homologie qui existe entre cet organe et l'hypophyse des vertébrés crâ-

---

(1) *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. I, n° 2, février 1881. *Recherches sur l'organisation des Ascidies simples.* — ARCHIVES DE BIOLOGIE, t. II, fasc. 1, 1881.

niens, en me basant sur sa situation, ses rapports, sa texture et son origine probable.

Depuis ma dernière note, j'ai étudié la disposition de cet appareil chez d'autres espèces d'Ascidies simples et ce sont les résultats auxquels je suis arrivé qui font l'objet du présent travail.

Mes nouvelles recherches ont été faites chez *Ascidia compressa* et *Phallusia mammillata,* en partie sur des individus préparés à Naples, par mon maître, M. le professeur Édouard Van Beneden, qui les a mis à ma disposition avec la plus grande libéralité ; qu'il reçoive ici l'expression de mes remercîments et de ma profonde reconnaissance pour les conseils éclairés qu'il n'a cessé de me donner !

ASCIDIA COMPRESSA.

L'individu que j'ai choisi pour type de ma description est adulte et mesure 5 1/2 centimètres de longueur, c'est-à-dire depuis l'orifice du siphon buccal jusqu'au point de fixation de l'animal.

La *région interosculaire* est relativement fort développée : les deux orifices buccal et cloacal sont en effet distants l'un de l'autre de 2 1/2 centimètres.

L'*orifice buccal* est garni de lèvres fort petites, fort peu élevées; l'*orifice cloacal* est pourvu de lèvres semblables.

La *région buccale* est relativement considérable; elle constitue un tube dont la longueur est de 9 millimètres, c'est-à-dire qu'il occupe un peu plus du tiers de la distance qui sépare les deux orifices buccal et cloacal.

La région qui avoisine l'orifice du cloaque et qui correspond à la *zone circulaire* que j'ai décrite chez les espèces précédemment étudiées, constitue aussi un tube; sa longueur est beaucoup moindre que celle de la région buccale : elle n'atteint pas plus de 4 millimètres.

Il en résulte que la *face dorsale* ne mesure guère que 12 mil-

limètres de longueur, celle-ci étant comprise entre les limites des siphons buccal et cloacal.

Le *cercle coronal* est beaucoup plus rapproché du bourrelet péricoronal que de l'orifice buccal ; il est distant de ce dernier d'environ 7 1/2 millimètres, de sorte que la zone comprise entre le cercle coronal et le bourrelet péricoronal n'a que 1 1/2 millimètre de hauteur.

La *lèvre interne* du bourrelet péricoronal constitue un repli membraneux continu, peu saillant du côté du raphé dorsal, très saillant, au contraire, au niveau du cul-de-sac antérieur de la gouttière hypobranchiale. La manière dont se comporte la *lèvre externe* du bourrelet péricoronal par rapport à la lèvre interne est en tout point semblable à la disposition que ces lèvres présentent chez *Corella parallelogramma.* Il existe donc chez cette espèce aussi deux *gouttières péricoronales,* séparées l'une de l'autre, d'une part sur la ligne médio-ventrale et d'autre part sur la ligne médio-dorsale du corps.

La *partie antérieure du raphé dorsal,* caractérisée par la présence de la *gouttière épibranchiale* est étendue jusqu'à l'extrémité postérieure du cerveau, sur une longueur de 8 millimètres. Elle est soudée dans toute son étendue avec la tunique interne du manteau. Son extrémité antérieure reste un peu en retrait sur la lèvre externe du bourrelet péricoronal; son extrémité postérieure se continue avec un repli membraneux continu, dépendance de la paroi du sac branchial, et rattaché à la tunique interne du manteau par de nombreux trabécules vasculaires.

Le *tubercule hypophysaire* est très développé et fait fortement saillie dans la région buccale. L'*orifice de la cavité infundibuliforme* est très sinueux, très onduleux. Sa forme est celle d'un fer-à-cheval ouvert en avant et dont les extrémités des branches sont recourbées en arrière. Les deux lèvres qui limitent cet orifice sont fort rapprochées, de sorte que l'on a affaire à une fente très étroite. On distingue nettement la forme en entonnoir de la cavité, et l'on voit distinctement à la loupe le fond de la cavité se continuer avec le canal excréteur de la glande

hypophysaire. Ce conduit peut être poursuivi sous le raphé dorsal sur une longueur de 5 à 6 millimètres.

La *glande hypophysaire* située sous le cerveau déborde légèrement celui-ci suivant ses bords latéraux. Le *cerveau* a une longueur d'environ 2 millimètres; il est un peu plus rapproché de l'orifice cloacal que de l'orifice buccal.

Les rapports de la *cavité péribranchiale* sur la ligne médiodorsale chez *Ascidia compressa* sont les mêmes que chez *Asc. scabra* et *Phallusia venosa*, c'est-à-dire que cette cavité ne s'étend jamais au-dessous du ganglion nerveux et de la glande hypophysaire sous-jacente, contrairement à ce qui existe chez *Cor. parallelogramma* et *Ph. mentula*.

PHALLUSIA MAMMILLATA.

(Pl. XIV.)

Chez cette espèce la glande hypophysaire présente une disposition, qui à première vue paraît tout à fait différente de celle qui existe chez toutes les espèces précédemment examinées. Cette disposition est extrêmement intéressante en ce qu'elle a permis à M. Éd. Van Beneden d'émettre une hypothèse sur la fonction de cet organe énigmatique que l'on retrouve à l'état rudimentaire chez tous les vertébrés crâniens.

Avant d'aborder la description de cet appareil, j'exposerai, comme je l'ai fait pour les autres espèces, la disposition et les rapports de quelques organes qui l'avoisinent. Je décrirai ces organes tels qu'ils se présentent chez un individu adulte, mesurant 11 $^1/_2$ centimètres depuis son orifice buccal jusqu'à son point de fixation.

La distance qui sépare les deux orifices buccal et cloacal est de 6 $^1/_2$ centimètres chez l'individu étalé, comme nous l'avons indiqué dans notre premier travail (1), la face interne de la cavité branchiale étant dirigée vers l'observateur. La *région interoscu-*

(1) *Loc. cit.*, p. 63.

laire est donc bien développée relativement à la longueur de l'animal.

La *région buccale* est peu étendue; sa largeur comprise entre l'orifice buccal et le bourrelet péricoronal n'atteint guère que 7 millimètres. La *zone circulaire* qui circonscrit l'orifice du cloaque est moins large encore, elle mesure environ 5 millimètres.

Le *cercle coronal* est un peu plus rapproché du bourrelet péricoronal que de l'orifice buccal. Il donne insertion à un nombre variable de tentacules, plus ou moins longs, qui sont généralement pigmentés en rouge vif.

Toute la zone comprise entre le cercle coronal et le bourrelet péricoronal est couverte de petites saillies papillaires arrondies, extrêmement nombreuses. Nous avons vu que de semblables papilles existent aussi chez *Phallusia mentula* et *Ph. venosa* (1).

La façon dont se comportent l'une par rapport à l'autre les deux lèvres de la gouttière péricoronale est différente de celle que nous avons décrite chez les espèces étudiées précédemment. La *lèvre interne* de cette gouttière constitue un repli membraneux assez considérable, très souvent pigmenté en jaune orangé vif. La *lèvre externe* n'est jamais pigmentée : du côté de la ligne médio-ventrale, elle se comporte vis-à-vis de la lèvre interne, comme chez les autres espèces, c'est-à-dire qu'à une certaine distance du cul-de-sac antérieur de la gouttière hypobranchiale, elle s'unit à la lèvre interne de chaque côté de la ligne médiane, ce qui détermine une interruption de la gouttière péricoronale; mais du côté de la ligne médio-dorsale, c'est-à-dire au niveau de l'extrémité antérieure du raphé dorsal, au lieu de s'unir à la lèvre interne, elle constitue comme cette dernière un repli continu (pl. XIV, fig. 2). Il en résulte qu'au lieu d'avoir, comme chez les autres espèces examinées, deux gouttières péricoronales, séparées l'une de l'autre sur les lignes médio-ventrale et médio-

(1) *Loc. cit.*, pp. 80 et 83.

dorsale, il n'existe chez *Ph. mammillata* qu'une seule gouttière péricoronale, interrompue seulement au niveau du cul-de-sac antérieur de la gouttière hypobranchiale.

Cette disposition est donc un peu différente de celle qui existe chez les autres espèces précédemment étudiées. Toutefois pas plus que chez celles-ci, il n'existe chez *Ph. mammillata* de continuité directe entre les gouttières péricoronale, hypobranchiale et épibranchiale.

La *partie antérieure du raphé dorsal,* caractérisée par la présence de la gouttière épibranchiale, est longue de 16 millimètres. Elle n'est soudée à la tunique interne du manteau que sur une longueur de 2 millimètres environ à son extrémité antérieure; dans tout le reste de son étendue elle est unie au manteau sur la ligne médiane par de très nombreux trabécules vasculaires. Cette portion du raphé dorsal se continue en arrière en un repli membraneux continu.

Le cerveau, dont la longueur est de 2 3/4 millimètres, est un peu plus rapproché de l'orifice buccal que de l'orifice du cloaque. Son extrémité postérieure est distante de 21 millimètres du bourrelet péricoronal. Il en résulte que l'extrémité postérieure de la gouttière épibranchiale se trouve située à environ 2 millimètres en avant de l'extrémité antérieure du cerveau.

Il nous reste maintenant à examiner la disposition de l'appareil hypophysaire chez l'espèce qui nous occupe. Nous l'étudierons successivement chez un individu de petite taille, puis chez un autre de taille moyenne et, enfin, chez l'adulte.

La *Ph. mammillata* la plus jeune que j'aie examinée avait environ 5 centimètres de longueur. La distance entre les orifices de la bouche et du cloaque, prise sur l'exemplaire étalé, était de 21 millimètres; celle qui séparait le tubercule hypophysaire de l'extrémité postérieure du cerveau mesurait 11 millimètres. C'est sur cette étendue de 11 millimètres que se trouve réparti l'appareil hypophysaire. Il est logé dans l'épaisseur de la tunique interne sur la ligne médio-dorsale de l'animal.

Il y a lieu de considérer à cet appareil : un canal principal, dont l'extrémité antérieure est modifiée de façon à constituer un entonnoir ouvert en avant; un amas glandulaire; des canaux secondaires, et enfin, des entonnoirs secondaires.

Le *canal principal* est étendu sur la ligne médio-dorsale depuis la gouttière péricoronale jusqu'à l'extrémité postérieure du ganglion nerveux. Son trajet n'est pas complètement rectiligne; il décrit quelques sinuosités, quelques inflexions très peu prononcées. Son calibre est à peu près le même dans toute sa longueur; il atteint en moyenne 0,05 de millimètre. Dans la plus grande partie de son trajet, c'est-à-dire jusqu'au niveau de l'extrémité antérieure de ganglion nerveux, il présente à la coupe transversale une forme ovalaire aplatie de haut en bas. Il est situé là dans le tissu conjonctif qui sépare l'épithélium péribranchial des muscles transversaux. Au niveau du ganglion nerveux, il est encore aplati dans le même sens, mais ne constitue plus qu'une gouttière ouverte en bas, ses bords latéraux se continuant avec la masse glandulaire sous-jacente au cerveau. Bref, comme on le voit, cette disposition est identique à celle que nous avons décrite (1). Dans toute l'étendue du cerveau, le canal principal est appliqué immédiatement contre la face inférieure de ce dernier, *sans interposition de tissu conjonctif,* ce qui est très nettement visible sur les coupes transversales pratiquées à ce niveau. A partir de la lèvre externe de la gouttière péricoronale, c'est-à-dire à son extrémité antérieure, il est renflé en un organe tubulaire qui se rétrécit tout à fait en avant, et fait légèrement saillie dans la région buccale, immédiatement en avant de la gouttière péricoronale. Cet organe tubulaire, long de 0,125 de millimètre, mesure dans sa plus grande largeur 0,07 de millimètre; il s'ouvre dans la cavité buccale par un orifice circulaire dont le diamètre est de 0,04 de millimètre. Autour de cet orifice et sur une étendue d'environ 0,07 de millimètre l'épithélium de

(1) *Loc. cit.* p. 89.

la région buccale présente un aspect tout particulier, ce qui résulte de ce que, au lieu d'être aplati comme dans le reste de cette région, cet épithélium est cubique dans cette limite. En cet endroit de la cavité buccale, on ne trouve pas non plus les petites papilles qui caractérisent la zone comprise entre le cercle coronal et la lèvre interne de la gouttière péricoronale.

Dans la partie antérieure de son trajet, sur une longueur de 3 1/2 millimètres, le canal principal n'émet pas de branches secondaires; toutefois on distingue çà et là un petit diverticule creux, dépendant de la paroi du canal, et terminé en cul-de-sac. Ces diverticules sont très probablement les indices de futurs canaux secondaires. Dans tout le reste de son trajet, jusqu'à l'extrémité antérieure du cerveau, c'est-à-dire sur une longueur de 6 1/2 millimètres environ, le canal principal émet un grand nombre de *canaux secondaires*. Ceux-ci sont généralement courts, plus ou moins onduleux et disposés sur différents plans dans l'épaisseur du tissu conjonctif sous-jacent à l'épithélium péribranchial. Tantôt ils présentent très sensiblement le même calibre dans toute leur longueur et sont alors indivis, tantôt, au contraire, ils montrent par-ci par-là des diverticules creux, parfois peu étendus, d'autres fois constituant des branches bien développées, et leur calibre paraît alors assez irrégulier. Tous ces canaux secondaires n'ont pas la même largeur : tantôt celle-ci ne dépasse pas 0,012 de millimètre, tantôt, au contraire, elle atteint jusque 0,03 de millimètre.

La grande majorité de ces canaux se renflent à leur extrémité libre en une cavité infundibuliforme, et vont s'ouvrir dans la cavité péribranchiale par un orifice, qui n'est autre que l'ouverture de l'entonnoir. Ces *entonnoirs secondaires*, au nombre de quatre-vingt-deux chez l'individu que nous décrivons, ont des dimensions très variables : les uns ont une largeur de 0,18 de millimètre, d'autres, au contraire, n'atteignent guère plus de 0,05 à 0,06 de millimètre en largeur. Tous ces entonnoirs font fortement saillie dans la cavité péribranchiale; ils constituent de véritables tubercules et soulèvent ainsi la tunique interne, de

sorte que l'épithélium péribranchial forme comme un pli sur le pourtour du tubercule. Ils sont pourvus de longs fouets vibratiles que l'on distingue très nettement dans la cavité, à travers leur orifice externe. Ces orifices ont des formes assez variables. Je décrirai plus loin le mode de formation de ces entonnoirs.

Si nous étudions la texture de cet appareil, nous constatons que la paroi du canal principal, de même que celle des canaux secondaires, est constituée simplement par un épithélium cubique, dont les cellules sont très petites et présentent un noyau sphérique, qui se colore vivement en rouge par l'action du carmin boracique.

La texture des entonnoirs secondaires peut déjà très bien s'étudier par transparence sur la membrane étalée, ainsi que je l'ai représenté (pl. XIV fig. 3). Mais en pratiquant des coupes transversales à travers tout l'appareil, c'est-à-dire perpendiculairement au canal principal, on coupe ainsi les entonnoirs dans différents sens. Si l'on examine une coupe menée parallèlement au canal secondaire (fig. 7), on trouve alors qu'il y a lieu de considérer au tubercule une charpente conjonctive et un épithélium qui tapisse la cavité infundibuliforme.

La charpente conjonctive n'offre rien de particulier : elle n'est qu'une dépendance du tissu conjonctif sous-jacent à l'épithélium péribranchial, et présente la même texture que lui ; seulement, tandis que chez l'adulte il est bourré de corpuscules pigmentés, chez le jeune individu, au contraire, ces corpuscules manquent complètement ou sont très peu nombreux.

L'épithélium affecte une apparence différente selon le point où on le considère. Dans toute l'étendue de la cavité en entonnoir il est formé d'une rangée de cellules cylindriques, disposées perpendiculairement au sens de la cavité ; ces cellules, très allongées, sont finement granuleuses et pourvues d'un noyau ovalaire allongé dans le sens de la cellule; ces noyaux sont placés à peu près vers le centre de la cellule. Chaque cellule présente à sa face libre un épaississement constituant un plateau d'où part un long fouet vibratile. Tous ces fouets vibratiles sont assez longs

pour que ceux de l'une des parois s'entre-croisent avec ceux de l'autre paroi et s'enchevêtrent de mille façons, ce qui se voit surtout au centre de la cavité. L'épithélium cylindrique vibratile se continue d'une part avec l'épithélium cubique du canal secondaire, d'autre part avec l'épithélium qui tapisse la surface du tubercule. Ce dernier, cylindrique au point où il se continue avec l'épithélium de l'entonnoir, devient cubique plus en dehors et enfin se continue insensiblement avec l'épithélium plat qui tapisse la cavité péribranchiale.

La texture de l'entonnoir principal (fig. 5) est tout à fait identique à celle que j'avais décrite (1) pour le tubercule hypophysaire chez les autres espèces d'Ascidies. Quant à la masse glandulaire, elle est considérablement réduite chez l'espèce qui nous occupe, et ce n'est guère que sur des coupes qu'il est possible d'en constater la présence. Sa texture est indéchiffrable même sur des coupes extrêmement fines pratiquées à travers des individus admirablement conservés. On ne distingue qu'un amas de petites cellules, pourvues de noyaux sphériques ; ces cellules se distinguent nettement des cellules qui constituent le canal principal, ces dernières se colorant beaucoup plus fortement en rouge par l'action du carmin.

Cependant dans cette masse cellulaire on distingue par-ci par-là des fentes extrêmement étroites limitées par une rangée de petites cellules. Il ne serait donc pas permis d'affirmer la nature glandulaire de cette masse cellulaire, en se basant exclusivement sur les observations faites chez *Ph. mammillata*, et si je lui attribue cette nature glandulaire, ce n'est que par analogie avec la texture que présente cet amas cellulaire chez les espèces précédemment étudiées.

La texture du bourrelet péricoronal chez cette espèce est très différente de celle que nous avons décrite précédemment (2).

---

(1) *Loc. cit.*, p. 87.
(2) *Loc. cit.*, p. 84.

La lèvre interne du sillon (pl. XIV, fig. 5) forme un repli membraneux mince et élevé constitué par une charpente conjonctive, dans laquelle on rencontre fréquemment des corpuscules pigmentés jaunes, et par un épithélium tapissant la surface de cette charpente. Cet épithélium est cylindrique sur la face interne du repli et se continue avec l'épithélium de l'entonnoir principal; sur la face externe du repli, c'est-à-dire dans la partie qui forme la paroi interne du sillon péricoronal, l'épithélium est cubique et ne présente pas de cils vibratiles; il se continue brusquement dans le fond du sillon avec l'épithélium qui en revêt la lèvre interne. Cette dernière est peu élevée et constitue un large bourrelet; sa charpente conjonctive, dans laquelle existent un grand nombre de lacunes sanguines sans paroi propre, est tapissée par un épithélium cylindrique très épais.

Dans cet épithélium (fig. 6) il y a lieu de distinguer trois régions :

1° Un bourrelet volumineux faisant saillie dans la gouttière péricoronale : il est formé de cellules ciliées très allongées, disposées en éventail; la partie profonde de ces cellules est fortement granuleuse et se colore en rouge vif par le carmin; la partie superficielle est très finement granuleuse, claire et ne prend pas de coloration sous l'action du carmin; c'est dans la partie profonde, mais à la limite entre celle-ci et la partie superficielle que se trouve le noyau ovalaire de la cellule; dans cette portion de l'épithélium on ne rencontre que peu ou point de cellules muqueuses.

2° La plus grande partie du restant de l'épithélium est formée de deux espèces de cellules : d'une part des cellules cylindriques ciliées identiques à celles que nous venons de décrire, d'autre part des cellules muqueuses très claires interposées entre les cellules cylindriques; ces cellules muqueuses ne se colorent pas sous l'action du carmin; elles sont finement granuleuses. Parmi ces cellules les unes sont profondes, effilées dans leur partie superficielle et pourvues d'un grand noyau sphérique; les autres, plus superficielles, sont plus volumineuses, renflées à la surface, effilées, au contraire, à leur extrémité profonde; enfin par-ci par-là

on en voit d'autres qui viennent s'ouvrir à la surface du bourrelet : nous avons donc affaire là à des cellules muqueuses semblables à celles qui existent dans l'épiderme des poissons.

3° Enfin, le reste de l'épithélium de la lèvre externe du bourrelet péricoronal est constitué aussi de deux espèces de cellules : des cellules muqueuses identiques aux précédentes, et des cellules cylindriques granuleuses dépourvues de cils vibratiles.

Il en résulte que, contrairement à ce qui existe chez les autres espèces, chez *Ph. mammillata* une partie de l'épithélium du bourrelet péricoronal est de nature glandulaire.

Examinons maintenant comment se présente l'appareil hypophysaire chez un individu un peu plus développé, mais pas encore adulte.

L'animal qui sert de type à cette description mesure 7 centimètres de longueur; la distance entre les deux orifices buccal et cloacal est de 29 millimètres sur le sujet étalé. L'appareil hypophysaire est étendu depuis la gouttière péricoronale jusqu'à l'extrémité postérieure du ganglion nerveux sur une longueur de 17 millimètres.

Le canal principal occupe la même position et affecte les mêmes rapports que chez le jeune individu décrit plus haut. Son calibre n'a guère augmenté ; sa forme n'a pas changé. Sa partie antérieure renflée pour constituer l'entonnoir principal a la même apparence et les mêmes dimensions que chez le jeune spécimen ; seulement le tissu conjonctif constituant la charpente du tubercule est généralement bourré de corpuscules pigmentés en orangé vif. L'épithélium buccal subit sur le pourtour de l'organe la même transformation que celle que nous avons signalée chez le jeune individu, mais la zone ainsi délimitée autour de l'orifice antérieur du canal principal est plus restreinte chez le sujet qui nous occupe.

La partie antérieure du canal principal (fig. 1) qui ne présente pas de canaux secondaires est relativement plus restreinte ; elle ne comprend qu'une étendue de 3 millimètres à peine. Encore

trouve-t-on par-ci par-là dans cette région quelques rares canaux secondaires, dont les uns se terminent en cul-de-sac, et dont les autres, au contraire, s'ouvrent dans la cavité péribranchiale par un entonnoir. L'amas glandulaire existe à la face inférieure du ganglion nerveux dans la plus grande partie de l'étendue de ce dernier, c'est-à-dire sur une longueur de 2 millimètres environ; toutefois il existe encore quelques canaux secondaires avec ou sans entonnoir sous l'extrémité antérieure du cerveau.

Ce qui a surtout sensiblement augmenté ici, c'est l'étendue en largeur de l'appareil, et le nombre des branches et des entonnoirs secondaires. Les canaux secondaires sont beaucoup plus nombreux et présentent un grand nombre de branches, qui peuvent même se ramifier à leur tour. Par-ci par-là on trouve une anastomose entre les branches provenant de la subdivision de deux canaux secondaires voisins; mais ces anastomoses sont encore relativement peu nombreuses. Le calibre des branches secondaires et tertiaires varie entre 0,04 et 0,012 de millimètre.

J'ai compté chez cet individu cent vingt-huit entonnoirs, complètement développés; parmi ceux-ci quatre-vingt-un étaient pigmentés en jaune orangé; les autres, moins développés, n'offraient pas de traces de pigmentation.

C'est à ce stade que l'on peut le mieux étudier la formation des entonnoirs. Deux modes de formation étaient seuls possibles: ou bien les entonnoirs pouvaient se développer, indépendamment des canaux secondaires, aux dépens de l'épithélium péribranchial et se mettre subséquemment en rapport avec eux par résorption du fond de l'entonnoir; ou bien ils pouvaient se former aux dépens des extrémités aveugles des canaux et se mettre secondairement en communication avec l'extérieur par résorption de l'épithélium péribranchial. C'est ce dernier mode de formation qui a lieu.

Parmi les branches de ramification des canaux secondaires (fig. 4), on en rencontre dont l'extrémité aveugle est constituée comme le reste de la paroi du canal par un épithélium cubique; d'autres sont légèrement renflées à leur extrémité, et en ce point

l'épithélium tend à devenir cylindrique en même temps qu'il s'épaissit. D'autres encore plus renflées à leur extrémité aveugle présentent en ce point sur tout le pourtour du canal un épithélium cylindrique, tandis que le fond même du cul-de-sac est constitué par un épithélium cubique. En même temps que ces modifications se passent dans la constitution de la paroi du canal, on constate que l'extrémité renflée s'est notablement rapprochée de l'épithélium péribranchial, à tel point qu'il ne reste plus qu'une très mince couche de tissu conjonctif interposée entre cet épithélium et l'extrémité aveugle du canal; de plus, l'organe fait déjà très légèrement saillie dans la cavité péribranchiale. La couche de tissu conjonctif interposée se réduisant de plus en plus, et l'organe faisant de plus en plus saillie dans la cavité péribranchiale, on rencontre alors certains entonnoirs tout à fait développés, mais ne s'ouvrant pas encore à l'extérieur, l'épithélium péribranchial les recouvrant encore complètement et étant appliqué immédiatement contre eux. Tous les entonnoirs ainsi constitués ne présentent pas encore de fouets vibratiles, et l'on rencontre des entonnoirs s'ouvrant déjà à l'extérieur et non encore pourvus de ces fouets vibratiles. Ceux-ci semblent se former seulement après la résorption de l'épithélium péribranchial. Les entonnoirs ainsi constitués sont fort petits et ne sont jamais pigmentés; la pigmentation n'a lieu que beaucoup plus tard. En effet, nous avons vu que chez le jeune individu les entonnoirs n'étaient pas colorés.

Il résulte de ce mode de formation des entonnoirs secondaires de l'appareil hypophysaire que c'est aux dépens de l'extrémité aveugle des canaux, et non pas aux dépens de l'épithélium péribranchial qu'a lieu ce développement. Nous avons donc là affaire à des organes de formation secondaire.

La texture des canaux et des entonnoirs est tout à fait la même que celle que nous avons décrite plus haut, avec la seule exception que, dans les entonnoirs pigmentés, la charpente conjonctive du tubercule est bourrée de corpuscules jaune-orangé.

Voyons maintenant comment cet appareil hypophysaire se trouve constitué chez la Phallusia adulte.

L'animal qui nous servira pour cette étude présente une longueur de 11,5 centimètres; les orifices de la bouche et du cloaque sont distants l'un de l'autre de 6 $^1/_2$ centimètres.

L'appareil hypophysaire s'étend sur une longueur de 31 millimètres, depuis la gouttière péricoronale jusqu'à l'extrémité postérieure du cerveau. Le canal principal ne présente guère de modification, si ce n'est qu'il est très sinueux et que son calibre varie assez bien d'un point à l'autre de son étendue. L'entonnoir principal a toujours la même apparence que chez les spécimens décrits plus haut; il est fortement pigmenté, mais ses dimensions sont très sensiblement les mêmes. Il s'ouvre toujours dans la cavité buccale par un orifice circulaire.

La masse glandulaire n'occupe plus qu'une longueur de 1 $^3/_4$ millimètre. Le cerveau mesure 2 $^3/_4$ millimètres de long, de sorte qu'à sa face inférieure, sur une étendue d'environ 1 millimètre, on trouve, indépendamment du canal principal, des canaux et des entonnoirs secondaires; comme on le voit, la masse glandulaire tend à diminuer de volume, tandis qu'au contraire le système des canaux secondaires prend de plus en plus d'extension, au fur et à mesure que l'animal avance en âge.

Dans tout le reste de sa longueur le canal principal émet en effet des branches secondaires. Celles-ci sont extrêmement nombreuses et se ramifient un certain nombre de fois. Toutes ces branches de ramification s'anastomosent entre elles de telle sorte que ce système de canaux constitue un vrai réseau développé sur la face dorsale de l'animal, dans l'épaisseur de la tunique interne. Le calibre des différents canaux varie considérablement; mais tous ont leur paroi constituée par un épithélium cubique.

Le nombre des entonnoirs secondaires a encore notablement augmenté; j'en ai compté plus de cinq cents sur l'individu, qui fait l'objet de ma description. La plupart d'entre eux sont pigmentés, et leurs dimensions sont beaucoup plus uniformes; ils

atteignent en moyenne 0,18 à 0,20 de millimètre de largeur. Le nombre des entonnoirs en voie de formation est relativement beaucoup moindre que dans le sujet de taille moyenne que nous avons examiné plus haut.

Toute la texture de l'appareil est encore la même que celle que nous avons décrite précédemment.

Je n'ai trouvé sur la disposition et la texture de cet appareil de *Ph. mammillata* d'autres renseignements bibliographiques que la figure qu'a donnée M. Ussow (1). Il ne me semble pas avoir constaté la présence d'un canal principal, et ne me paraît pas avoir compris la disposition des branches secondaires; il n'a pas vu non plus que le canal principal s'ouvre dans la cavité buccale, et n'a pas signalé, que je sache, l'existence de l'entonnoir antérieur. Cependant il a parfaitement figuré la structure des entonnoirs secondaires, qu'il considère comme des organes olfactifs. Je n'ai jamais vu, comme il le figure, de rameaux nerveux, venant se terminer dans les cellules de l'épithélium cylindrique vibratile. Il représente aussi les cellules de la paroi des canaux secondaires comme étant ciliées; il s'est certainement trompé à cet égard. D'ailleurs son dessin ne me paraît pas avoir été fait d'après une coupe, mais d'après l'organe vu par transparence. Néanmoins, ainsi que je l'ai déjà signalé dans mon premier travail, sur cette question de l'hypophyse des Ascidies, je me fais un devoir de constater que le travail de M. Ussow sur le système nerveux des Ascidies et les organes qui l'avoisinent, est fait avec le plus grand soin, et a fait faire un grand pas à nos connaissances sur ce sujet.

L'étude que nous venons de faire nous montre que chez *Phallusia mammillata* l'hypophyse constitue un appareil en apparence très compliqué, mais qui n'est que le résultat d'une modification secondaire survenue dans l'appareil tel qu'il est constitué chez *Corella parallelogramma*, *Ascidia scabra*, *Ph. mentula*

---

(1) M. Ussow, *Contribution à la connaissance de l'organisation des Tuniciers*, *Moscou*, 1876. (Écrit en russe.)

et *Ph. venosa.* En effet, chez ces dernières espèces, tout comme chez *Ph. mammillata*, l'appareil hypophysaire se constitue : 1° d'un canal longitudinal, aplati de haut en bas, situé sur la ligne médio-dorsale du corps depuis le sillon péricoronal jusqu'à l'extrémité postérieure du cerveau ; ce canal, au niveau du ganglion nerveux est appliqué contre la face inférieure de ce dernier, sans interposition de tissu conjonctif et constitue une simple gouttière dans cette région ; 2° d'un organe infundibuliforme antérieur, constituant l'extrémité élargie du canal longitudinal, cet organe s'ouvrant dans la cavité buccale de l'Ascidie en avant du bourrelet péricoronal, entre celui-ci et le cercle coronal ; 3° d'une masse glandulaire située à la face inférieure du cerveau et en continuité directe avec le canal principal.

Mais chez *Ph. mammillata* le canal principal subit des modifications profondes. En effet il se forme à ses dépens un grand nombre de branches secondaires qui se divisent et se subdivisent à leur tour. De plus, chez *Ph. mammillata*, il apparaît de très nombreuses ouvertures secondaires, en forme d'entonnoirs ciliés, mettant en communication les canaux secondaires avec la cavité péribranchiale et partant avec l'extérieur.

C'est donc exclusivement sur la formation des canaux et des entonnoirs secondaires que porte la différence qui existe entre l'hypophyse des autres Ascidies et celle de *Ph. mammillata.*

Mais nous pouvons tirer de l'étude que nous avons faite de la disposition de cet appareil chez des individus d'âges différents, des données certaines sur son mode de développement.

Il est très probable que c'est aux dépens d'un diverticule primitivement unique (canal principal) de l'épithélium de la cavité buccale que se développe tout l'appareil. Ce diverticule constitue très probablement à un moment donné du développement un canal épithélial étendu depuis la région buccale jusqu'à l'extrémité postérieure du cerveau. C'est aux dépens de ce canal principal que se développent, d'abord dans sa partie postérieure seulement, des diverticules qui donnent naissance à la portion glandulaire de l'appareil. A ce moment du développement, l'hy-

pophyse de *Ph. mammillata* est constituée tout à fait comme celle des autres Ascidies. Puis plus tard, il se développe aux dépens du restant du canal principal des diverticules secondaires creux qui donnent origine aux canaux secondaires, et ceux-ci se forment d'abord seulement aux dépens de la partie du canal principal qui avoisine l'amas glandulaire. Enfin, ces canaux secondaires se divisent à leur tour, leurs ramifications s'anastomosent entre elles, et c'est aux dépens de leur extrémité aveugle que se forment par transformation de l'épithélium, les entonnoirs secondaires qui mettent tout le système de canaux en communication avec l'extérieur. Au fur et à mesure que l'animal avance en âge nous voyons se former des canaux et des entonnoirs secondaires également aux dépens de la partie antérieure du canal principal. La formation des canaux secondaires procède donc d'arrière en avant. En même temps nous constatons que la masse glandulaire se réduit progressivement au fur et à mesure que le système des canaux secondaires prend une plus grande extension.

Le mode de développement de l'appareil chez *Ph. mammillata* démontre que la portion glandulaire de l'hypophyse subit une véritable atrophie chez cette espèce et se trouve remplacée en quelque sorte par un autre organe, développé aux dépens du canal excréteur de la glande. Cet organe, constituant un système de canaux ramifiés, présente au fond la texture d'une glande tubuleuse composée et il est très probable que l'épithélium de ces canaux est glandulaire tout comme celui des tubes de la glande hypophysaire des autres Ascidies.

De plus, ce mode de développement nous démontre d'une façon évidente qu'au point de vue embyologique, la disposition et la structure de l'organe hypophysaire de *Ph. mammillata* proviennent d'une complication secondaire dans la disposition et la structure du même organe chez les autres Ascidies.

Mais en est-il de même si nous envisageons la question au point de vue de l'anatomie comparée ?

L'appareil hypophysaire de *Ph. mammillata* résulte-t-il d'une complication secondaire survenue dans la structure de l'hypo-

physe des autres Ascidies, ou bien doit-on admettre au contraire qu'il représente à l'état permanent une disposition primordiale de l'organe qui se serait modifiée secondairement pour donner origine à l'hypophyse telle que nous la trouvons constituée chez les autres Ascidies?

La première hypothèse me paraît être la vraie.

En effet, un organe homologue de l'hypophyse est actuellement connu chez tous les Tuniciers (Appendiculaires, Ascidies simples, sociales et composées, Salpes et Doliolum). Or, chez tous les Tuniciers connus cet organe présente les mêmes caractères, en ce sens au moins que c'est une glande qui ne s'ouvre à l'extérieur que par un seul orifice qui est l'orifice de son canal excréteur. Si le type réalisé chez *Ph. mammillata* était primordial, il n'y a pas de doute que l'on ne retrouvât, au moins transitoirement, chez quelque autre Tunicier, des caractères qu'il présente chez *Ph. mammillata*. Or, jusqu'à ce jour, on n'a trouvé chez aucun autre Tunicier une disposition anatomique de l'organe identique à celle que l'on rencontre chez *Ph. mammillata*. Nous voyons donc que des considérations appartenant au domaine de l'anatomie comparée viennent encore confirmer les données embryologiques.

En terminant mon dernier travail sur l'hypophyse des Ascidies, je disais que rien dans mes observations ne me permettait d'émettre une idée sur la fonction qu'accomplit cet organe. L'étude de l'appareil de *Ph. mammillata* ne nous a-t-elle pas fait faire un pas de plus à cet égard?

Je ne pourrai mieux répondre à cette question qu'en transcrivant l'opinion qu'émet sur ce sujet mon maître, M. le professeur Édouard Van Beneden (1).

---

(1) *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. I, n° 6 juin 1881.

« La disposition anatomique toute spéciale que présente la glande hypophysaire de la *Phallusia mammillata* est de nature à nous mettre sur la voie de la détermination physiologique de cet organe. Le mode de développement de l'organe glandulaire de la *Ph. mammillata* montre que chez cette espèce l'appareil hypophysaire primitif des Ascidies a subi des modifications secondaires consistant dans la mise en communication du canal excréteur par un grand nombre de diverticules secondaires qui, eux aussi, débouchent par un entonnoir cilié avec la cavité péribranchiale infundibuliforme. En même temps nous voyons l'orifice du canal excréteur primitif se réduire considérablement.

» Le produit de sécrétion de l'organe se déverse donc ici, tout au moins en grande partie, dans la cavité péribranchiale. Or dans la cavité péribranchiale, dont le cloaque constitue la partie médiane, arrivent tous les produits et résidus de l'organisme destinés à être rejetés à l'extérieur. Il est donc probable que les produits de l'hypophyse de la *Ph. mammillata* sont des produits excrémentitiels. Physiologiquement cet organe serait donc le rein de cet animal. S'il en est ainsi chez la *Ph. mammillata*, il est très probable aussi qu'il en est de même chez les autres Tuniciers et que si chez la plupart de ces derniers l'hypophyse s'ouvre dans la cavité de la bouche, l'on ne doit nullement en conclure que le produit de secrétion de la glande soit destiné à être utilisé dans le tube digestif. En effet l'eau qui entre par la bouche sort latéralement par les fentes branchiales pour être ensuite directement rejetée par le cloaque. Les produits de secrétion de l'hypophyse peuvent être ainsi éliminés.

» Si nous envisageons l'organe au point de vue morphologique, nous devons reconnaître dans l'hypophyse de la *Ph. mammillata* des caractères qui éloignent considérablement cette glande de toute autre glande connue. Dans toute glande proprement dite, procédant d'une invagination épidermique ou épithéliale unique, le produit de sécrétion est éliminé par un orifice unique. Les seules exceptions à ce fait général se rencontrent dans la catégorie des appareils urinaires. C'est ainsi que chez quelques Cestodes,

outre le foramen caudal, orifice de la vésicule pulsatile, des communications secondaires peuvent s'établir avec l'extérieur en divers points du corps (G. Wagener, Leuckart, Kölliker, Hoek, Fraipont). L'étude comparative de l'appareil excréteur des Cestodes d'une part, des Trématodes de l'autre, démontre que là aussi l'appareil primitif était pourvu d'un orifice unique placé à l'extrémité postérieure du corps, là aussi les *foramina secundaria* sont des formations ultérieures.

» Si les observations de Hatschek sur le développement des organes segmentaires du *Polygordius* sont exactes, nous aurions là un second exemple d'un appareil urinaire communiquant primitivement avec l'extérieur par un orifice unique (rein céphalique) qui se serait secondairement ouvert par une série d'orifices de nouvelle formation. C'est encore le même fait qui a amené une complication nouvelle dans l'appareil hypophysaire de la *Ph. mammillata.*

» Si donc les faits connus relatifs à l'histoire de l'hypophyse sont encore insuffisants pour établir d'une façon positive que cette glande des Tuniciers est réellement un rein, des considérations d'ordre physiologique et d'ordre morphologique nous autorisent à considérer provisoirement cet organe comme ayant rempli primitivement chez les Chordés la fonction rénale. »

EXPLICATION DE LA PLANCHE XIV.

Appareil hypophysaire de Phallusia mammillata.

Fig. 1. Vue d'ensemble de l'appareil hypophysaire chez un individu de taille moyenne. Grossissement 10.

— 2. Individu jeune. Le sillon péricoronal; la gouttière épibranchiale avec la partie antérieure du raphé dorsal; l'entonnoir principal et l'extrémité antérieure du canal principal de l'hypophyse. Grossi^{t} 73.

— 3. Individu jeune. Disposition des canaux et des entonnoirs secondaires par rapport au canal principal au niveau de l'extrémité antérieure du ganglion nerveux. Grossi^{t} 73.

— 4. Individu de taille moyenne. Disposition des canaux et des entonnoirs secondaires vers le milieu du trajet du canal principal. Quelques stades de formation des entonnoirs secondaires. Grossi^{t} 73.

— 5. Individu de taille moyenne. Coupe verticale et antéro-postérieure intéressant l'entonnoir principal avec l'extrémité antérieure du canal principal; la gouttière péricoronale et les deux lèvres qui la délimitent. Ch. cl., obj. 5 de Hartn. Grossi^{t} 268.

— 6. Idem. Coupe verticale et antéro-postérieure de la lèvre externe du sillon péricoronal. Ch. cl., obj. 8 de Hartn. Grossi^{t} 603.

— 7. Individu adulte. Coupe longitudinale d'un entonnoir secondaire en continuité avec un canal secondaire. La charpente conjonctive est bourrée de corpuscules pigmentés.

RECHERCHES

SUR

LE DÉVELOPPEMENT DU STERLET

(ACIPENSER RUTHENUS);

PAR

W. SALENSKY,

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DU KASAN.

Planches XV-XVIII.

INTRODUCTION.

Dans le but de rendre plus accessibles aux embryologistes qui ignorent la langue russe, mes recherches sur le développement du Sterlet publiées en 1879 dans les Mémoires de la Société des naturalistes de Kazan, j'ai accepté avec empressement la proposition qui m'a été faite par mon collègue Van Beneden de publier, dans les *Archives de Biologie,* une traduction des parties les plus importantes de mon mémoire. — Afin de ne pas donner à cette publication une extension qui serait peu en rapport avec le cadre ordinaire d'un journal périodique, j'ai abrégé certaines parties, j'en ai supprimé d'autres. J'ai cru devoir me borner aussi à reproduire les figures les plus importantes du livre. — Quand en 1879 j'ai rédigé le texte de mon ouvrage,

plusieurs travaux importants qui ont vu le jour depuis n'avaient pas encore paru. Je n'ai pas cru devoir les mentionner dans l'édition française de mes recherches afin de ne pas être entraîné à remanier considérablement le texte primitif. Mon mémoire est divisé en deux parties : la première s'occupe de l'œuf, de la fécondation, de la segmentation et de cette partie du développement qui s'accomplit dans l'œuf jusqu'au moment de l'éclosion du jeune poisson ; la seconde traite des phénomènes ultérieurs du développement des divers appareils.

CHAPITRE I.

L'OEUF MÛR.

L'œuf fraîchement pondu du Sterlet mesure deux millimètres de longueur; il est d'une couleur gris foncé, à l'exception d'une petite zone de forme annulaire, qui siège à son pôle germinatif et qui est d'un gris beaucoup plus clair que le reste de la surface de l'œuf.

L'œuf est revêtu d'une capsule épaisse qui, d'après les observations de Kowalewsky, de Wagner et d'Owsjannikoff, se constitue de deux membranes. L'externe peut être appelée chorion; l'interne est la membrane vitelline. Au début elles sont si intimement accolées l'une à l'autre qu'il est difficile de les séparer; mais quand l'œuf est pondu depuis quelque temps la membrane externe se détache facilement de la membrane vitelline, de sorte que la plus légère pression exercée au moyen du doigt suffit pour rompre le chorion; après cela il devient facile de débarrasser l'œuf de cette enveloppe externe.

Kowalewsky, Owsjannikoff et Wagner ont fait observer que la membrane externe de l'œuf du Sterlet (chorion) présente une surface inégale, et que, grâce à une matière visqueuse qui le recouvre, l'œuf pondu peut s'accoler aux corps étrangers.

En examinant des coupes transversales ou longitudinales colo-

rées de l'œuf, on peut constater que la viscosité et les aspérités de sa surface ne dépendent pas du chorion, mais sont dues à des couches particulières qui revêtent extérieurement le chorion. Ces couches au nombre de deux, sont composées de cellules.

Quant à l'origine de ces deux membranes, il n'y a pas de doute qu'elles ne proviennent des deux couches cellulaires qui constituent la paroi épithéliale du follicule ovarien.

Le chorion est bien probablement un produit de sécrétion de la membrane granuleuse du follicule; quand celui-ci vient à se rompre, les cellules épithéliales restant adhérentes au chorion sont expulsées avec l'œuf, et se retrouvent légèrement modifiées à la face externe de l'œuf pondu.

L'examen de coupes microscopiques faites à travers la capsule de l'œuf démontre que cette enveloppe qui, comme nous l'avons dit, se dédouble après la ponte en chorion et membrane vitelline, présente à considérer trois couches distinctes. L'externe et l'interne ont à peu près la même épaisseur; celle du milieu est plus mince. En détachant le chorion de la membrane vitelline on peut se convaincre de ce fait que le chorion se constitue de deux couches; la membrane vitelline, d'une seule.

Au pôle supérieur (germinatif) de l'œuf se trouve un *micropile.* Les orifices du micropile sont si petits, sur des œufs durcis, qu'il est probable qu'ils se rétrécissent par l'action des réactifs qui amènent aussi une rétraction de la capsule de l'œuf. Pour cette raison il est très difficile de trouver ces orifices. Selon Kowalewsky, Owsjannikoff et Wagner, il y aurait dans la région micropilaire 7 orifices, dont l'un occuperait le centre de l'appareil micropilaire, tandis que les autres l'entoureraient en formant un cercle. En effet l'appareil micropilaire de l'œuf d'un Sterlet est composé de plusieurs orifices; mais leur nombre n'est pas toujours limité à 7, et ils ne sont pas toujours placés suivant l'ordre décrit par les observateurs susnommés. Quoique j'aie observé un grand nombre d'appareils micropilaires, je n'ai pu en trouver deux qui fussent identiques ni pour le nombre, ni pour la répartition des orifices. La figure 1, A, représente trois appareils, qui nous offrent trois aspects différents des orifices.

On n'en voit que cinq sur le premier, tandis que les deux autres nous en présentent, l'un huit et l'autre treize, disposés sans aucun ordre. Chaque orifice consiste en une toute petite fossette ayant la forme d'un cratère; il est entouré de petits cylindres très grêles.

Le vitellus, quand il est tout frais, forme une masse ductile contenant une grande quantité de gouttelettes de graisse et de granules vitellins. En examinant soit des coupes longitudinales, soit des coupes transversales du vitellus, on peut y distinguer plusieurs parties qui acquièrent un grand intérêt morphologique, si l'on compare ce vitellus avec celui des poissons osseux d'une part, des Amphibiens de l'autre. Comme la segmentation du vitellus des œufs du Sterlet s'opère suivant un type bien remarquable en ce qu'il est intermédiaire entre la segmentation partielle des poissons osseux et la segmentation totale des Amphibiens, je crois qu'il est indispensable de décrire les détails de structure du vitellus, tels qu'ils se montrent dans un œuf arrivé à maturité, mais non encore fécondé. Cela est d'autant plus nécessaire, que les caractères de la segmentation dépendent, dans mon opinion, de la composition du vitellus. La distinction entre protoleucyte et deutoleucyte est beaucoup plus complèle chez le Sterlet que chez les Amphibiens (1).

Les coupes longitudinales montrent que le protoleucyte

---

(1) Je ferai observer que si je me sers de ces expressions (deutoleucyte et protoleucyte), je n'admets pas cependant une différence essentielle entre les deux parties du vitellus, pas plus au point de vue physiologique qu'au point de vue morphologique. Le protoleucyte n'est pas exclusivement formateur: car, au contact du deutoleucyte il renferme des granules vitellins, c'est-à-dire l'un des éléments caractéristiques du deutoleucyte.

Le deutoleucyte serait, avec moins de raison encore, considéré comme vitellus exclusivement nutritif, car sa substance fondamentale qui contient les granules vitellins, la graisse et autres matières nutritives du vitellus, est constituée du même protoplasme finement granulé, qui forme le protoleucyte. La différence entre ces deux parties ne consiste qu'en ce que dans le protoleucyte c'est le protoplasme finement granulé qui prédomine, dans le deutoleucyte, ce sont les matières nutritives, telles que la graisse, les granules vitellins, etc, qui existent en plus grande quantité.

occupe toute la partie périphérique de l'œuf, et qu'il présente un épaississement à son pôle supérieur. Il consiste en une masse protoplasmique, finement granulée, et contient beaucoup de pigment à sa périphérie. Le deutoleucyte occupe la région centrale de l'œuf; il apparaît comme une masse grossièrement granulée ; il renferme une grande quantité de graisse et de granules vitellins. Il n'y a pas de ligne de démarcation tranchée entre ces deux parties : le deutoleucyte passe insensiblement au protoleucyte.

Le pigment existe, sous forme de granules mélaniques, dans la zone corticale du protoleucyte. Cependant la couche tout à fait superficielle du vitellus en est à peu près complètement dépourvue. Celle-ci apparaît sur les coupes comme une bordure hyaline sous-jacente à la membrane vitelline.

La substance fondamentale du protoleucyte est entièrement transparente; elle tient en suspension une grande quantité de granules brillants, clairs et transparents. Plus près du centre ces granules s'agrandissent, de sorte que, vers la limite du deutoleucyte, on peut constater des formes de transition entre les petits granules de la zone périphérique du vitellus, et les granules beaucoup plus volumineux de la région centrale de l'œuf. L'épaississement du protoleucyte que l'on trouve au pôle supérieur a la même composition que la couche corticale. Il intéresse le cinquième environ de la circonférence de l'œuf et devient plus grossièrement granulé à sa face profonde. Dans les stades de développement plus avancés, quoique la limite de cette partie du côté du deutoleucyte soit aussi peu nette que celle de la couche corticale proprement dite, on peut facilement, sur les œufs conservés dans l'alcool, détacher cette partie-là du reste de l'œuf. Parfois on trouve, entre elle et le deutoleucyte, un liquide déposé en petites gouttelettes qui forment une limite tranchée entre le protoleucyte et le deutoleucyte; mais ce fait doit être attribué à l'action de l'alcool. A l'extérieur de l'œuf, la limite de la partie épaissie du protoleucyte est marquée par un mince anneau qui diffère du reste de la masse vitelline par une couleur plus claire. Le deutoleucyte, qui occupe tout le centre

de l'œuf, se distingue par la présence d'une plus grande quantité de granules vitellins et de gouttelettes de graisse. Sa substance est composée de la même masse finement granulée, qui constitue la base du protoleucyte. Il est très facile de constater la présence de cette substance sur des coupes transversales et longitudinales. Les gouttelettes de graisse d'un œuf frais sont jaunes, d'une forme sphérique, et réfractent fortement la lumière. Sur les coupes des œufs conservés dans de l'alcool, ces gouttelettes apparaissent sous la forme de petits espaces de formes variées. Cette différence provient de la dissolution des gouttelettes répandues dans la masse primitive. Les granules vitellins ont une apparence fusiforme bien caractéristique; ils sont répandus en grand nombre entre les gouttelettes de graisse. A leur tour ils sont entourés d'une quantité de petits corpuscules réfringents qui ressemblent beaucoup aux granulations du protoleucyte. Dans les stades plus avancés on peut rencontrer, dans le vitellus, des granules de formes variées. Bien souvent les granules fusiformes perdent leur apparence primitive et, en même temps qu'ils s'agrandissent, ils prennent des contours irréguliers. Après avoir observé avec soin les modifications que subissent ces granules, j'ai été amené à supposer que ces changements précèdent la division du granule en plusieurs fragments. Dans les cellules entodermiques qui proviennent principalement du deutoleucyte, on rencontre souvent, à côté de granules déjà modifiés, des fragments de ces derniers. Probablement la fragmentation des granules vitellins a pour but de faciliter leur assimilation.

Si l'on compare les parties qui composent le vitellus de l'œuf du Sterlet à celles de l'œuf des poissons osseux, on constate entre les deux types une grande ressemblance. La couche périphérique ou protoleucyte correspond à la couche corticale de l'œuf des poissons osseux, couche que Oellacker a nommée à tort membrane vitelline (Dotterhaut). L'épaississement supérieur de cette couche correspond au germe de l'œuf des poissons osseux (le Keim des auteurs allemands). Le deutoleucyte est homologue au vitellus secondaire (Nebendotter) des poissons osseux. Cependant le deutoleucyte du Sterlet participe à la seg-

mentation, tandis que le vitellus secondaire des téléostéens ne se fractionne pas. Cette différence n'est nullement essentielle : les rapports qui existent entre protoleucyte et deutoleucyte dans l'œuf du Sterlet, sont tout à fait semblables aux rapports du vitellus principal et du vitellus secondaire des poissons osseux. Le germe dans l'œuf de ces derniers est un disque circulaire, aminci à son pourtour, dont la face externe regarde la capsule de l'œuf, tandis que, par son bord il se continue avec la couche corticale de l'œuf. Telle est la description qui en a été donnée par His et les observations de tous les savants concordent, à quelques détails près, avec la description de His que nous venons de citer. Vogt a décrit de la même manière les œufs du *Coregonus ;* Kupffer a trouvé la même composition aux œufs de *Spinachia vulgaris* et le *Belone.*

Oellacher a remarqué que les limites du germe dans les œufs de la Truite sont très difficiles à tracer ; je puis en dire autant pour les œufs du Sterlet.

De même que chez les poissons osseux, la vésicule germinative, chez le Sterlet, est logée dans le germe. Elle apparaît comme un corps ovoïde, liquide, limité à l'extérieur par une couche épaissie du germe. Durant les premiers stades du développement ovulaire, la vésicule germinative ne possède pas de paroi propre, de sorte que, à proprement parler, elle ne mérite pas encore le nom de *vésicule.* Elle est plutôt une cavité creusée dans la substance du germe; cette lacune est occupée par une substance liquide, qui se colore vivement par l'hématoxyline. Grâce à ses dimensions (0,39 millimètres de longueur), on la distingue facilement sur les coupes ; on peut même l'apercevoir à l'œil nu.

Si l'on s'en rapporte au développement de l'œuf ovarien, on est en droit de considérer le contenu de la vésicule germinative comme le produit de l'union de deux substances : l'essence nucléaire (Éd. Van Ben.) et le liquide nucléaire (Van Ben.). Les nucléoles formés par de l'essence nucléaire se dissolvent, à un moment donné, dans le liquide nucléaire, et la vésicule germinative reprend alors ses caractères primitifs, caractères qui semblent propres à tout nucleus à son début. La vésicule possède

alors aussi, comme à son début, la faculté de se teinter en bleu par l'hématoxyline.

La vésicule germinative, dans des œufs qui ne sont pas encore arrivés à maturité, se trouve à peu près au centre de l'œuf, tandis que, dans les œufs arrivés à maturité, elle est placée dans le germe (Keim), par conséquent dans la partie supérieure de l'œuf.

De même que chez une foule de poissons osseux (Oellacher) et d'Amphibiens (Goette, Van Bambeke, Hertwig), la vésicule germinative du Sterlet gagne donc progressivement la surface de l'œuf, au fur et à mesure de sa maturation. Mais, chez le Sterlet, elle n'arrive jamais aussi près de la surface que chez les animaux que je viens de nommer.

CHAPITRE II.

La fécondation et la segmentation.

Les œufs, au moment où ils sont éliminés par l'orifice génital de la femelle, sont recueillis dans une assiette, au fond de laquelle ils s'attachent au moyen de la couche visqueuse qui les entoure. Après avoir été fécondés artificiellement, ils s'y développent normalement et ils peuvent, après s'être ainsi fixés, être transportés à grande distance.

Une demi-heure à trois quarts d'heure après la ponte, on peut remarquer d'importantes modifications dans le germe (fig. 2). L'œuf n'est pas encore fécondé, ou du moins il ne présente encore aucune des modifications que l'on considère à bon droit comme caractéristiques de la fécondation. Le changement le plus important que l'on observe, sur les coupes transversales faites à travers de tels œufs, c'est la disparition de la vésicule germinative. On remarque en même temps des modifications dans la substance du germe. La substance finement granulée du germe qui, dans les œufs fraîchement pondus, est compacte, contient maintenant une grande quantité de petites lacunes de forme variée; celles-ci sont remplies d'une matière homogène, qui

ressemble beaucoup à la substance de la vésicule germinative primitive : elle se colore énergiquement par l'hématoxyline. Ces lacunes ont l'aspect de petits îlots épars dans la substance du germe. Les modifications successives de la vésicule germinative sont tout à fait analogue à celles que Fol a signalées chez les Astérides.

Une heure après la fécondation on voit apparaître, au pôle supérieur de l'œuf, une tache blanche dont les contours sont indistincts; on dirait un petit nuage blanc se détachant sur le fond obscur du germe; elle voile légèrement cette partie de la surface de l'œuf. Cette tache est plus apparente au pôle même de l'œuf que vers sa périphérie, où elle disparaît graduellement. Ce fait dépend de ce que la couche de substance rejetée par l'œuf et qui se répand autour de son pôle, est plus épaisse à son milieu et s'amincit peu à peu vers ses bords.

Sur les coupes transversales (fig. 3) cette tache blanche a l'apparence d'une calotte formée d'une substance transparente et homogène; de forme sémilunaire, elle est étroitement appliquée par sa concavité sur la surface du vitellus. Au centre même de la tache, en un point correspondant exactement au pôle supérieur de l'œuf, cette matière transparente pénètre dans le germe; elle donne lieu à une image que l'on peut comparer à un entonnoir. A une certaine profondeur la substance qui remplit l'entonnoir se confond avec la substance finement granulée du germe. Cette substance transparente de la calotte véliforme est une formation nouvelle qui ne se maintient qu'autant que dure la période pendant laquelle l'œuf reste apte à être fécondé. Cela résulte de ce fait que, jusqu'à ce moment, la surface de l'œuf ne possédait pas ce voile, et que, aussitôt la fécondation accomplie, cette couche disparaît peu à peu. Les rapports qui existent entre cette couche et le germe sous-jacent prouvent qu'elle provient de ce dernier. On ne trouve aucune limite entre les deux formations : la couche périphérique pigmentée du germe passe insensiblement à une couche transparente. A la limite entre les deux couches, les granules pigmentés deviennent rares; en d'autres termes la transition entre le germe et le corps

véliforme est graduelle et on ne voit aucune limite entre les deux; ce corps affecte avec le germe les mêmes rapports que la mince zone protoplasmique claire, observée dans l'œuf mûr et qui forme la partie externe de la couche corticale du protoleucyte, présente avec la zone pigmentée qui lui est sous-jacente.

Sur la surface du corps véliforme, on trouve ordinairement une grande quantité de spermatozoaires qui s'attachent à l'œuf et qui se conservent très bien sur les préparations à l'alcool. Dans la matière même qui le constitue, on voit les queues des spermatozoaires, tandis que toute la surface de l'œuf est parsemée d'une quantité de têtes de spermatozoaires. L'étude de la structure du germe, dont nous allons parler, prouve que la fécondation a déjà eu lieu à ce moment : les particularités dont il vient d'être question n'en sont que les manifestations extérieures. Il en résulte que tous les spermatozoaires qui pénètrent à l'intérieur de la capsule ovulaire ne prennent pas une part active à la fécondation. Le plus grand nombre reste à la surface de la couche transparente, sécrétée par l'œuf, et probablement ceux-là meurent peu à peu sans avoir pris aucune part à la fécondation. Je n'ai pas pu observer la pénétration de ces spermatozoaires dans la substance du germe. Je suis donc disposé à admettre que, pour le Sterlet, ce qui paraît établi pour d'autres animaux, un seul et unique spermatozoïde accomplit à lui seul la fécondation.

La couche de substance transparente rejetée par l'œuf pendant la fécondation a une grande ressemblance avec le corps qui apparaît dans les œufs des grenouilles au moment de la fécondation et qui a été décrit par Hertwig sous le nom de *corps véliforme* (Schleierförmiger Körper). Comme celui du Sterlet, ce dernier ne se forme que sur le pôle supérieur de l'œuf et cela seulement durant la fécondation. O. Hertwig et Van Bambeke supposent que cette couche (*la tache blanchâtre* ou *couche transparente et homogène* de Van Bambeke) n'est qu'un reste de la vésicule germinative qui serait rejetée à l'extérieur. Cette opinion est principalement fondée sur la ressemblance que présente la tache blanchâtre avec la substance de la vésicule germinative. Cette ressemblance est très évidente chez le Sterlet, où le corps véliforme, qui correspond à la tache blanchâtre des Batraciens,

peut être coloré en bleu par l'hématoxyline, tout comme la substance de la vésicule germinative ; de même que cette dernière, il ne possède aucune structure. Chez le Sterlet, cette couche présente cependant une particularité qui la distingue de la couche transparente des Amphibiens : c'est sa liaison plus intime avec la substance du germe. Tandis que, chez les Amphibiens, la couche transparente appliquée sur la surface de l'œuf en est séparée par un contour très net, chez le Sterlet les deux parties ne sont point séparées. C'est pourquoi je tiens pour probable que la couche jaune du Sterlet provient, tout au moins en partie, du gonflement de cette couche superficielle du germe qui se trouve en dehors de la zone pigmentée. Je suis bien loin de nier cependant que le contenu de la vésicule germinative, qui se répand à certain moment dans la matière du germe, puisse participer à sa formation.

Passons maintenant à l'étude de la structure intime du germe qui présente déjà, à ce stade, des modifications extrêmement remarquables. Ce qui frappe d'abord, ce sont les particularités que présente la couche pigmentée. Cette dernière s'épaissit beaucoup, surtout au pôle supérieur de l'œuf. A partir de ce point le pigment pénètre à l'intérieur du germe et se prolonge jusqu'à son centre de façon à constituer un cordon cylindrique composé d'une multitude de petites traînées pigmentaires. Au centre du germe la bande pigmentée s'arrête suivant une ligne transversale très nette. Les rapports précis entre la couche pigmentée et la couche transparente peuvent être déterminés par l'examen de coupes passant exactement par le pôle de l'œuf. On constate alors que la couche pigmentée s'enfonce en partant de la région médiane de la surface du germe, de façon à former une sorte de cratère à bords arrondis. La cavité du cratère est remplie par la matière transparente du corps véliforme ; il serait plus exact de dire que la masse infundibuliforme, qui bouche la cavité du cratère s'étale en une couche à la surface de l'œuf. La partie centrale aussi bien que les bords de la couche transparente se continuent immédiatement, comme je l'ai déjà dit, avec la couche pigmentée, sans qu'il existe entre elles aucune ligne de démarcation nettement tranchée.

La bande pigmentée aboutit, à son extrémité interne, à une tache claire et transparente, qui est entourée en partie de granules de pigment. Cette tache (fig. 3, pnm) composée d'une masse finement granulée, dépourvue de toute membrane délimitante, est l'un des deux pronuclei qui interviennent dans la formation du noyau de segmentation (premier noyau embryonnaire de Éd. Van Beneden).

Le rôle important que joue cet élément dans le développement ultérieur et plus particulièrement dans les premiers stades de l'évolution, nous oblige à nous y arrêter et à examiner minutieusement les caractères qu'il présente et les modifications qu'il subit jusqu'au moment de la formation du premier noyau de l'embryon.

Les figures 3, 4, 5, 6 et 6A montrent différents stades du développement du premier noyau de segmentation, depuis le moment où il n'existe encore qu'un seul pronucleus, jusqu'au moment de la conjugaison de deux pronuclei.

Le moment de l'apparition du premier pronucleus (fig. 3, pnm), nous permet de déterminer sa signification, c'est-à-dire de décider la question de savoir s'il constitue la partie mâle ou la portion femelle du noyau de segmentation. Le pronucleus représenté à la figure 3 n'apparaît que lorsque les premiers indices de la fécondation deviennent apparents. On trouve alors, à la surface de la couche transparente, une quantité de spermatozoïdes. Aucun autre élément nucléaire n'existe encore à ce moment; le second pronucleus se forme plus tard, et, comme nous allons le voir, il apparait non pas à la périphérie de l'œuf, où se forme ordinairement le pronucleus mâle, mais à l'intérieur du germe. Ces faits sont autant d'indices qui montrent que le nucleus qui apparaît au stade représenté par la figure 3, est un pronucleus mâle. Il existe, dans la littérature, des divergences d'opinions relativement à l'origine du pronucleus mâle des animaux en général. Éd. Van Beneden, à qui appartient l'honneur d'avoir découvert l'existence, dans l'œuf du Lapin, de deux éléments nucléaires différents auxquels il a donné les noms de *pronucleus mâle* et de *pronucleus femelle,* d'avoir démontré, que le *premier*

noyau embryonnaire résulte de la fusion (conjugaison) de ces deux éléments nucléaires doués de propriétés différentes, détermina aussi le premier la signification de ces pronuclei. Il pense que, chez le Lapin, le spermatozoïde n'entre pas à l'intérieur du vitellus, mais qu'il se soude avec la surface de l'œuf; que la formation du pronucleus mâle est le résultat de l'union de la substance qui constitue la tête du spermatozoaire avec celle qui constitue la périphérie du vitellus (*Bulletin de l'Académie de Belgique 1875*). Cette opinion fut confirmée par les recherches de Strasburger, de Fol et d'autres, et, comme nous le verrons plus loin, elle est parfaitement d'accord avec nos propres observations. D'après Hertwig, au contraire, le spermatozoaire s'introduirait dans l'intérieur du vitellus; sa tête s'agrandirait et se transformerait morphologiquemeut en un noyau que Herwig a nommé *Spermakern*. Le noyau spermatique de Hertwig correspond parfaitement au pronucleus mâle de Van Beneden. D'après Hertwig on trouverait dans l'intérieur du pronucleus mâle des grenouilles, une vésicule ou plutôt une vacuole qui ne serait qu'un reste de la tête d'un spermatozoaire. Une semblable constitution du noyau spermatique serait la meilleure preuve en faveur de l'interprétation que nous avons donnée de ce noyau, quand nous l'avons considéré comme un pronucleus mâle. Mais nous n'avons pas trouvé dans cet élément que nous considérons comme le pronucleus mâle, la moindre trace de tête de spermatozoïde. En cela nos observations s'accordent avec celles de la plupart des embryologistes qui sous ce rapport n'ont pas été plus heureux que nous. Aussi je pense avec Van Beneden que le spermatozoïde ne se conserve pas en tant qu'élément morphologique, mais qu'il se dissout dans le protoplasme de l'œuf. Je n'ai jamais trouvé chez le Sterlet, au stade dont il s'agit, rien qui m'autorisât à supposer que la tête du spermatozoïde se conserve et se transforme en un noyau. Dans les stades plus avancés (fig. 5 et 6) j'ai remarqué sur quelques préparations, dans l'un des pronuclei, un élément brillant qui peut-être correspond au corpuscule signalé par Hertwig et considéré par lui comme étant la tête d'un spermatozoaire. Mais l'existence toute accidentelle

de ce corps nous prouve que sa présence n'est pas une condition essentielle du pronucleus mâle.

Un germe dans lequel on peut observer le pronucleus que nous venons de décrire, présente très peu de modifications comparativement à ceux du stade précédemment décrit. Il est formé d'une masse finement granulée, parsemée de petits ilôts d'une matière transparente semblable à la substance de la vésicule germinative. De semblables îlôts se voient entre autres au voisinage du pronucleus mâle. Au stade suivant (fig. 4 et 5) le nombre des îlôts groupés autour du pronucleus mâle est plus considérable, et, ce qui est important à noter l'un de ces îlôts, celui qui occupe exactement la place où apparaît plus tard le pronucleus femelle se distingue de tous les autres par des contours plus réguliers; il a la forme d'un ovale allongé qui s'élargit un peu dans la direction du pronucleus mâle. La bande pigmentée, qui, au stade précédent, aboutissait au bord supérieur du pronucleus mâle, s'élargit maintenant d'un côté et tend à recouvrir aussi l'îlôt dont il vient d'être question. Au stade suivant (fig. 6) à l'endroit même où était placé l'îlôt en question on trouve maintenant un élément nucléaire bien caractérisé, en tout semblable au pronucleus mâle (fig. 5, pnf), La bande pigmentée, en s'approchant de ces deux pronuclei, les enveloppe partiellement et se prolonge aux deux côtés en une sorte de queue. L'espace qui sépare entre eux les pronuclei est rempli par la substance finement granulée du germe, tenant en suspension des granules de pigment. La constitution des deux nuclei est parfaitement identique à celle du pronucleus mâle antérieurement décrit : ils sont composés d'une masse finement granulée. En observant diverses préparations de ce stade du développement, on constate des variations dans la forme de l'interstice qui existe entre les deux pronuclei. Sur quelques préparations il a l'apparence d'un promontoire très étroit formé par la substance du germe. Il résulte clairement de l'examen comparatif de ces préparations que les pronuclei se rapprochent progressivement l'un de l'autre.

Au stade suivant (fig. 6A), au lieu des deux pronuclei que je viens de décrire, on ne trouve plus qu'un noyau unique. En examinan

des coupes transversales bien réussies on peut se convaincre de ce fait que ce noyau provient de la conjugaison des deux pronuclei: quelquefois le noyau a la forme d'un 8; quelquefois on peut trouver dans l'une des moitiés le corps brillant dont nous avons parlé.

Les deux pronuclei, aussi bien que le noyau qui provient de leur conjugaison, se trouvent à quelque distance de l'axe longitudinal de l'œuf. Après la conjugaison du pronucleus mâle avec le pronucleus femelle, quand l'enfoncement qui régnait au niveau de leurs surfaces de jonction disparaît, le noyau gagne peu à peu le centre du germe et se place dans l'axe de l'œuf. Ce changement de position est probablement produit par la rétraction du germe. Le noyau qui résulte de la conjugaison des pronuclei est le *premier noyau de segmentation.*

Les premiers indices du premier plan de segmentation apparaissent deux heures après la fécondation. Grâce à la pigmentation très forte des bords du premier sillon, on distingue facilement, même à l'œil nu, les deux premiers globes qui se séparent d'abord au pôle supérieur de l'œuf.

La segmentation du vitellus est totale; mais comme la partie supérieure de l'œuf formée par le germe se fractionne plus tôt que sa partie inférieure (le vitellus grossièrement granulé), la segmentation de l'œuf du Sterlet rappelle beaucoup celle de l'œuf des Amphibiens et des Cyclostomes. Cependant, si on suit les premiers stades du développement d'un œuf du Sterlet, on peut se convaincre que le processus de la segmentation offre plusieurs particularités fort importantes, par lesquelles il se distingue du fractionnement tel qu'il s'opère chez les animaux susnommés.

Le premier sillon, qui apparaît au pôle supérieur de l'œuf, ne s'étend pas jusqu'au pôle inférieur comme l'ont affirmé Kowalewsky, Owsjannikoff et Wagner; il s'arrête à la limite inférieure du germe. Avant qu'il ait atteint la partie inférieure de l'œuf, plusieurs sillons nouveaux ont amené déjà une division ultérieure du germe. *Les premiers stades de la segmentation chez le Sterlet intéressent exclusivement le germe.* On peut le constater

bien facilement en examinant des œufs conservés dans l'alcool. Le germe des œufs ainsi conservés peut être facilement séparé, au moyen d'aiguilles, de la partie inférieure de l'œuf, formée par le vitellus grossièrement granulé. Le premier sillon a une direction telle qu'il passe, d'une part, par l'enfoncement infundibuliforme qui apparaît lors de la fécondation et dont il a été question plus haut, d'autre part, par le centre du germe. On peut s'en convaincre en examinant, à la surface de l'œuf, soit la forme du sillon lui-même, soit la répartition du pigment. Le sillon qui divise le germe en deux parties est élargi au milieu, à l'endroit même où nous avons signalé l'enfoncement infundibuliforme au moment de la fécondation. Comme les bords de ce dernier sont très pigmentés, nous constatons la même particularité aux bords du sillon. La bande pigmentée qui apparaît durant la fécondation, lors de la formation du premier pronucleus, se dirige suivant l'axe longitudinal de l'œuf; on peut donc s'attendre, à priori, à voir le sillon traverser la bande pigmentée, pour atteindre ensuite le centre du germe. Les coupes du germe vérifient pleinement cette supposition. Les coupes transversales d'un germe (fig. 7) arrivé à ce stade du développement sont des plus instructives: elles montrent en effet, non seulement la direction et l'étendue du sillon, mais aussi la division du premier noyau de segmentation et le mode de formation des noyaux des premiers globes de segmentation. A la surface du germe se voit une couche pigmentée beaucoup moins épaisse qu'au stade précédent; comme précédemment elle s'enfonce vers le centre du germe en formant une bande pigmentée. Cette bande est placée juste au-dessous du pôle supérieur de l'œuf; elle est divisée par une fente ou, si l'on veut, un sillon très étroit délimité à droite et à gauche par la couche pigmentée. La profondeur à laquelle s'avance ce sillon est peu considérable: il intéresse seulement la moitié supérieure du germe. A l'extrémité interne du sillon est placé le noyau de segmentation dont la forme nous indique déjà qu'il est en voie de division. Il s'est allongé en effet, et ses deux moitiés se trouvent engagées dans les deux globes en voie de segmentation. La partie centrale du noyau, placée sous le sillon, est élargie.

Ses parties latérales prennent une forme de massue et se terminent par des bouts renflés dans les deux cellules segmentaires. A cet état le noyau ressemble beaucoup à ce qui a été décrit par Goette et par Hertwig, en ce qui concerne la division du noyau de segmentation chez la Grenouille. En examinant des stades un peu plus avancés, on constate que les extrémités renflées du noyau allongé deviennent les noyaux des premiers globes de segmentation.

Les phases que j'ai observées de la division du premier noyau segmentaire du Sterlet permettent de reconnaître l'identité du processus de la division chez le Sterlet d'une part, chez les Batraciens de l'autre. Celui-ci paraît être le même, d'ailleurs, chez les Vertébrés et chez les Invertébrés tels que les Échinodermes qui, à raison de la transparence et des faibles dimensions de leurs œufs, se prêtent tout particulièrement à ce genre d'observations.

Mes recherches sur la fécondation et la division du premier globe de segmentation du Sterlet suffisent à établir que les choses se passent ici à peu près comme chez les Batraciens, si l'on s'en rapporte aux observations de Hertwig. Le premier indice de la fécondation consiste dans la formation de la bande pigmentée qui se dirige de la périphérie de l'œuf vers le centre du germe, où elle aboutit au point occupé par les deux pronuclei. Ces pronuclei se confondent bientôt et donnent naissance au premier noyau segmentaire. Simultanément avec la formation de cette bande pigmentée, peut être même avant, il apparaît à la surface de l'œuf des Amphibiens aussi bien que chez le Sterlet une couche transparente qui, chez ce dernier, sert probablement à retenir ceux des spermatozoaires qui ne participent pas à la fécondation. Il y a pourtant des différences entre mes recherches et celles de Hertwig, relativement à la composition et à la formation des deux pronuclei. D'après Hertwig, le pronucleus mâle aussi bien que le pronucleus femelle présenteraient des vacuoles, et le premier résulterait de la transformation d'une tête de spermatozoaire. D'après Hertwig il se formerait aussi une mince membrane protoplasmique autour du pronucleus mâle. Chez le

Sterlet, au contraire, les deux pronuclei sont formés l'un et l'autre d'une matière finement granulée ; ils sont dépourvus de membrane et ressemblent à ce champ protoplasmique (*Protoplasmahof*) décrit par Hertwig autour de son noyau spermatique. Pour O. Hertwig la tête du spermatozoaire se transforme directement en un noyau ; quant à moi, j'ai observé, chez le Sterlet, que la tête du spermatozoaire se dissout et provoque secondairement la formation du pronucleus mâle. Mes observations relativement à la composition du noyau s'accordent bien plutôt avec les recherches de Van Beneden sur les mammifères et celles de Van Bambeke sur les Amphibiens qu'avec celles de Hertwig.

A mon grand regret je n'ai pas pu observer la formation du pronucleus mâle au moment même de son apparition ; mais à en juger par la présence de la bande pigmentée, et par la parfaite identité des premiers stades du développement de l'œuf d'un Sterlet avec ceux des Amphibiens, il n'y a pas lieu de douter que la formation du pronucleus mâle ait lieu ici aussi à la périphérie de l'œuf et qu'elle dépende de la pénétration d'un spermatozoaire dans l'intérieur même de l'œuf. Le pronucleus mâle renferme quelquefois, il est vrai, un corps qui est peut-être le reste de la tête d'un spermatozoaire. La présence d'un pareil corps, alors même qu'il serait prouvé qu'il est le reste d'une tête de spermatozoaire, ne prouverait nullement que la tête d'un spermatozoaire se conserve en tant qu'élément morphologique, pour devenir le pronucleus mâle. On ne trouve pas toujours, tant s'en faut, ce corps brillant dans le pronucleus, et s'il était un reste de spermatozoïde, cela montrerait seulement que la tête du spermatozoaire ne se fusionne pas toujours d'une façon également rapide, avec le protoplasme vitellin. La plupart des observateurs récents admettent, au contraire, à la suite de Éd. Van Beneden, que le spermatozoaire se fusionne avec le protoplasme vitellin, et cette fusion est prouvée par les recherches de Fol sur les œufs des Astéries. J'ajoute que je n'ai trouvé ce corps brillant dans le pronucleus que dans des stades relativement avancés ; jamais je n'ai réussi à l'observer dans les phases primitives. Si la présence

de ce corps était essentielle, s'il était réellement un reste de la tête d'un spermatozoaire, on le trouverait plutôt au début du développement du pronucleus que dans des stades plus avancés. Toutes ces considérations me portent à croire que la tête du spermatozoaire du Sterlet se fusionne avec le vitellus de l'œuf de la même manière que chez le Lapin et chez les Astéries, et que le pronucleus mâle apparaît à l'endroit où la fusion se produit.

La segmentation d'un œuf de Sterlet marche rapidement; il en est de même, du reste, de tout le développement. Un œuf placé dans des conditions normales se segmente complètement en un seul jour.

Une demi-heure environ après la division du germe par un premier sillon, il en apparaît un second qui divise en deux parties l'un des deux premiers segments. En même temps le sillon précédent s'approfondit, et dépassant la limite du germe, il atteint le vitellus grossièrement granulé. Bientôt après, le germe se trouve partagé en quatre parties par un sillon nouveau qui apparaît dans l'alignement du second. Au stade représenté figure 8, chacun des quatre segments s'est divisé, à son tour, en deux parties; les sillons de nouvelle formation ne sont pas tous dirigés de la même manière.

Dès que le germe est divisé en quatre segments, les sillons s'étendent sur l'hémisphère inférieur de l'œuf.

Le premier sillon qui apparaît à la surface du germe atteint d'abord le pôle inférieur de l'œuf, et divise son hémisphère inférieur en deux moitiés hémisphériques. Cet état de la partie inférieure de l'œuf se maintient pendant assez longtemps.

Les stades de la segmentation que nous venons de considérer, diffèrent des stades subséquents : 1° en ce que, jusqu'ici, tous les plans que nous avons vus apparaître, sont des plans méridiens; les premiers sillons transversaux n'apparaissent qu'après la division de l'œuf en huit segments; 2° en ce que les premiers sillons méridiens sont peu profonds et n'intéressent d'abord que la partie supérieure du germe; celui-ci est déjà segmenté quand, dans l'hémisphère inférieur, tous les segments sont encore réunis en une seule masse. Cette particularité des premiers stades du déve-

loppement a une grande importance en ce qu'elle constitue le trait le plus caractéristique de la segmentation du Sterlet : la segmentation des Amphibiens et des Cyclostomes, qui présente de nombreux points de ressemblance avec celle du Sterlet, s'en distingue en ce que, chez ces derniers, la segmentation est totale dès les premiers stades du développement.

Quand la partie supérieure de l'œuf (germe) est divisée en dix parties, il apparaît dans le germe des sillons transversaux. Ils se montrent dans la partie centrale du germe. La figure 9 représente une coupe longitudinale, faite à travers le germe à cette phase du développement.

La coupe montre que les sillons transversaux s'engagent dans le germe, mais sans séparer complètement, tant s'en faut, les segments qu'ils délimitent de la couche profonde du germe. Ces segments restent en continuité de substance, les uns avec les autres, dans la profondeur du germe. On pourrait croire, à ne considérer que cette coupe, que ces segments résultent d'une sorte de bourgeonnement. Cela provient de ce que tous les sillons, les transversaux aussi bien que les méridiens, ont une direction verticale, c'est-à-dire parallèle à l'axe de l'œuf. La séparation complète des premiers segments ne se fait que plus tard, lors de l'apparition de sillons horizontaux.

La particularité de la segmentation que nous venons de signaler n'est pas propre seulement au Sterlet. On connaît, dans d'autres ordres de poissons, des faits analogues. Les premiers stades de la segmentation chez les poissons osseux et chez les Plagiostomes, sont très semblables aux stades correspondants de la segmentation d'un œuf de Sterlet.

D'après les recherches de His (1), les sillons qui divisent le germe des poissons osseux ne pénètrent que jusqu'au milieu de cette partie de l'œuf; c'est pourquoi tous les segments restent réunis entre eux, dans la profondeur; une coupe faite à travers ces germes est très semblable à la coupe de l'œuf d'un Sterlet, que nous venons de décrire (fig. 9). Chez les Plagiostomes nous

(1) *Zeitschrift für Anatomie und Entwickl.* Bd. I, p. 6.

voyons le même mode de segmentation se reproduire. Balfour, dans sa belle monographie du développement des Élasmobranches (1), décrit très exactement la segmentation de ces poissons.

Il y donne une figure qui ressemble beaucoup à notre figure 9. Il fait observer, avec raison, que « the furrows which are visible on the surface merely form a pattern, but do not isolate a series of distinct segments (*loc. cit.*, p. 390). » A. Schulz décrit la segmentation de la même manière que Balfour. Il dit expressément que le premier sillon, chez les Élasmobranches, ne pénètre que jusqu'au milieu de l'épaisseur du germe (2).

Dans la coupe de l'œuf du Sterlet, que nous venons de considérer (fig. 9), un noyau était reconnaissable dans la plupart des segments. Les segments centraux possèdent chacun un noyau ovalaire; un des segments marginaux contient un nucleus en voie de division; la division du nucleus des cellules segmentaires précède toujours, comme nous allons le voir, la division des cellules mêmes. Le nucleus en voie de division se constitue de deux moitiés triangulaires, séparées l'une de l'autre par un étranglement dans lequel s'avance une raie pigmentée. Sur une autre coupe du même œuf, faite immédiatement après celle dont il vient d'être question, la même raie pigmentée passe à travers tout le segment, et le sépare de la masse du germe placée en dessous. Comme cette raie pigmentée n'est que la coupe transversale du sillon horizontal qui tend à isoler le segment, on peut conclure, de l'examen successif de ces deux coupes, que la séparation des segments s'achève aussitôt après que le noyau s'est divisé en deux parties.

Les noyaux sont dépourvus de membrane à ce stade du développement : ils sont formés d'une masse finement granulée, et ils ressemblent parfaitement au premier noyau de segmentation.

---

(1) Balfour, *On the development of Élasmobranch Fishes.* Journal of Anatomy and Physiology, vol. X, part. II, vol. XV, figure 6.

(2) *Arch. für mikroskop. Anatomie.* Bd. 13, p. 467.

Pas plus que ce dernier, ils ne possèdent de nucléoles. Ce point est important à noter; car dès le stade suivant, les conditions changent, et les noyaux des segments présentent invariablement des nucléoles. Si j'ai fixé mon attention sur l'étude des noyaux des cellules segmentaires à ce stade et aux stades précédents du développement, c'est afin de décider la question de savoir si la formation des nucléoles se rattache à celle du premier noyau segmentaire, ou s'ils sont le produit d'une différenciation des noyaux des segments ultérieurs. Comme je n'ai jamais trouvé de nucléoles dans les noyaux des premiers segments, je suis arrivé à la conclusion que les nucléoles ne sont que les produits d'une évolution propre aux noyaux des stades plus avancés.

Après la division du germe en huit segments, la segmentation marche beaucoup plus rapidement au pôle inférieur de l'œuf. Les sillons méridiens s'étendent dans l'hémisphère inférieur, et le divisent d'abord en 6 parties ; puis on en compte 7, plus tard 8, etc. La forme de ces segments rappelle celle de quartiers d'orange. Lorsque l'on peut distinguer douze segments dans la partie supérieure de l'œuf, sa partie inférieure n'en montre encore que 6.

Les différences que l'on constate entre le nombre des segments supérieurs et inférieurs dépendent de ce que tous les sillons apparaissent d'abord au pôle supérieur, et qu'ils ne s'étendent que peu à peu et les uns après les autres dans l'hémisphère inférieur. Tous les sillons complètement développés convergent vers le centre de la partie inférieure de l'œuf.

Après l'apparition des premiers sillons horizontaux sur le germe, le fractionnement de cette partie de l'œuf continue dans les deux sens : par suite de la formation de nouveaux sillons, les uns horizontaux, les autres verticaux, le germe se montre bientôt divisé en une quantité de segments tétraédriques; ceux du centre sont beaucoup plus petits que ceux de la périphérie. A l'hémisphère inférieur de l'œuf, on ne distingue, pendant assez longtemps, que des sillons méridiens, et ce n'est que lorsque la partie supérieure de l'œuf s'est transformée en un grand nombre de petits globes, à peine perceptibles à l'œil nu, que l'on voit

apparaître des sillons équatoriaux sur la partie inférieure. L'ordre suivant lequel apparaissent ces sillons, est inverse de ce que l'on constate à la partie supérieure de l'œuf. Les premiers sillons n'apparaissent pas au pôle inférieur, mais, au contraire, à la limite du germe segmenté. Comme les sillons équatoriaux sont parallèles au bord du germe, il se forme bientôt, entre ce dernier et la partie inférieure de l'œuf, une zone composée de cellules quadrilatères, plus petites que les autres cellules de la partie inférieure de l'œuf (fig. 10).

De nouveaux sillons équatoriaux apparaissent de plus en plus près du pôle inférieur, jusqu'à ce que toute la partie inférieure se soit divisée en une quantité de segments quadrilatères.

Les modifications internes qui s'accomplissent pendant cette période sont beaucoup plus importantes à considérer que les modifications externes dont nous venons de parler. On peut très bien les étudier sur des coupes. Les faits les plus intéressants qui ont fixé mon attention sont relatifs, d'une part, aux modifications que subissent les segments et leurs noyaux, d'autre part, à la formation de la cavité segmentaire.

La figure 11 représente la coupe d'un œuf au moment de l'apparition de la cavité segmentaire. Cette cavité siège dans la partie supérieure de l'œuf, dans le germe même. Sa voûte est constituée par les cellules qui proviennent de la segmentation du germe. Le fond de la cavité segmentaire est constitué par la couche profonde du germe qui n'est pas encore totalement fractionnée, et qui est si intimement unie aux segments de la partie inférieure de l'œuf, que de prime abord on pourrait croire que la cavité de segmentation se développe sous le germe. Mais en examinant attentivement la préparation, on remarque que le plancher de la cavité est formé par un protoplasme finement granulé, identique à celui qui constitue les segments du germe. Les segments inférieurs consistent, dans le reste de leur étendue, en un vitellus grossièrement granulé; on distingue entre les deux parties une limite bien nette, qui apparaît comme une ligne claire.

Les cellules segmentaires qui forment la voûte de la cavité segmentaire sont d'une forme polyédrique; elles sont à peu près

d'égale grandeur, et toutes sont plus ou moins pigmentées à leur surface. La couche profonde du germe, qui forme le plancher de la cavité segmentaire, se soulève par places, de façon à former des tubercules de diverses dimensions et de formes variées. A l'intérieur de quelques-uns de ces tubercules, on peut voir s'engager la matière vitelline grossièrement granulée. Les autres sont, au contraire, séparés du deutolécyte par une ligne très nette. En examinant toute la série des coupes d'un même œuf arrivé à ce stade du développement, on peut se convaincre de ce fait que les tubercules sont des segments qui s'individualisent à l'intérieur de l'œuf, et qui sont formés, en partie de la substance du germe, en partie de matière vitelline grossièrement granulée. Sous ce rapport ils diffèrent de tous les autres segments : ceux-ci se constituent exclusivement, soit de la substance finement granulée du germe, soit de la matière grossièrement granulée qui forme le deutolécyte. Certaines coupes permettent de reconnaître clairement comment se fait la séparation des segments internes. La figure 11, A, représente deux cellules du fond de la cavité segmentaire, à des stades différents de la division.

La cellule de gauche n'est séparée de ses voisines que par des sillons parallèles à l'axe de l'œuf; c'est pourquoi elle reste encore en continuité avec le vitellus grossièrement granulé. La cellule de droite est complètement libérée : elle est séparée de la masse vitelline par un sillon horizontal; elle a une forme tétraédrique et se montre composée de deux substances. Sa partie supérieure consiste en une matière finement granulée qui provient du germe, sa partie inférieure en une masse grossièrement granulée, qui dérive du deutolécyte. On peut distinguer, au milieu du segment, la limite entre les deux substances, marquée par une ligne courbe dont la concavité est dirigée en bas.

La présence du vitellus grossièrement granulé dans les segments qui, dans la suite de l'évolution, interviendront dans la formation du feuillet externe de l'embryon, mérite d'être signalée car ce fait nous explique la présence du vitellus grossièrement granulé dans les segments qui sont dérivés, pour la plupart, de la substance finement granulée du germe.

Les noyaux des premiers segments ne présentent ni nucléole, ni membrane; en cela ils ressemblent au premier noyau de segmentation. Au stade dont nous nous occupons (fig. 11, 11 A), on observe dans les noyaux des formations que, pour plusieurs raisons, nous considérons comme des nucléoles. Leur forme n'est pas constante; quelques-uns sont ovalaires, tandis que la plupart ont une apparence bosselée, qui les fait ressembler à des rosettes. A mon grand regret je n'ai pu étudier ces nucléoles que sur des préparations conservées dans l'alcool; il en résulte que je ne pourrais pas dire quelle forme ils présentent quand ils sont vivants. Peut-être leurs différences de forme dépendent-elles de ce qu'ils sont capables de mouvements amœboïdes.

La substance constitutive des nucléoles ressemble beaucoup à celle du noyau lui-même, avec cette seule différence qu'on trouve ordinairement, dans les nucléoles, plusieurs vacuoles qui réduisent la masse finement granulée primitive à un réseau formé de filaments anastomosés. Les noyaux et les nucléoles se colorent parfaitement de la même manière sous l'action de l'hématoxyline, de sorte que cette matière colorante ne rend guère de services dans l'étude de ces noyaux.

La figure 12 nous représente une coupe faite à travers l'axe d'un œuf, au moment où sa partie supérieure est composée d'une quantité de cellules rondes, à peine perceptibles à l'œil nu, tandis que la partie inférieure se constitue de segments beaucoup plus volumineux. La partie supérieure représente à peu près le tiers de la surface de l'œuf; elle est plus claire que la partie inférieure, ce qui dépend de ce qu'elle est moins pigmentée. Entre les deux régions polaires règne une zone composée de segments qui, pour leurs dimensions, tiennent le milieu entre les segments supérieurs et les segments inférieurs. Évidemment ces cellules proviennent de la division des segments constituant la zone intermédiaire signalée au stade précédent.

Les deux parties de l'œuf diffèrent tout autant entre elles, si on les observe sur des coupes, que si on considère l'œuf entier. Les différences sont surtout apparentes sur les préparations colo-

rées par l'hématoxyline. Les cellules de la partie supérieure prennent, dans ces conditions, une teinte violette très prononcée, tandis que les cellules de la partie inférieure restent parfaitement incolores. Les cellules de la partie supérieure forment la voûte et les parois latérales de la cavité segmentaire; le plancher de cette cavité se constitue de cellules grossièrement granulées. La disposition des cellules de la partie supérieure est fort différente de ce que nous avons vu précédemment. Ces cellules sont beaucoup plus nombreuses aux parois latérales de la cavité segmentaire qu'à sa voûte; mais l'épaississement de la paroi se fait vers l'intérieur et non vers l'extérieur; d'où il résulte qu'il n'est pas visible à la surface de l'œuf. Il constitue le bourrelet marginal, qui joue un rôle important dans les phases ultérieures du développement. La voûte de la cavité segmentaire est formée de trois ou quatre rangées de cellules et elle est peu étendue; c'est à cause de sa faible épaisseur qu'elle s'affaisse et proémine dans la cavité segmentaire, quand les œufs ont été conservés dans l'alcool.

Le bourrelet marginal est notablement plus épais d'un côté qu'au côté opposé d'où résulte une constitution asymétrique de la partie supérieure de l'œuf. Dans la suite, cette asymétrie devient beaucoup plus marquée; le blastopore se développe en dessous de la partie la plus épaisse du bourrelet marginal; il présente au début une forme semi-lunaire.

Les cellules de la partie supérieure de l'œuf diffèrent beaucoup par leur structure de celles de la partie inférieure, et comme chacune de ces parties est employée à la formation d'un feuillet embryonnaire déterminé, ces différences de structure ont beaucoup d'importance. Dans les cellules de la partie supérieure le protoplasme est finement granuleux; les granulations vitellines qu'il renferme sont très ténues; elles se trouvent empâtées dans une gangue transparente et il en est de même des éléments pigmentaires. Le nombre de ces granulations varie d'une cellule à l'autre; mais, dans la plupart d'entre elles, tout le protoplasme en est chargé, sauf une mince zone corticale, qui leur forme une couche périphérique hyaline. Quelquefois cette couche marginale

se soulève à la surface de la cellule, en formant de petites bosselures qui ressemblent à des pseudopodes lobés.

A mon grand regret, je n'ai pu observer ces particularités que sur des préparations conservées dans l'alcool. A en juger par leur forme, ces bosselures sont bien réellement des élévations pseudopodiques, et il est probable que les cellules exécutent des mouvements amœboïdes. Il ne faut pas les confondre avec d'autres inégalités superficielles qui dépendent, elles aussi, de la couche périphérique du protoplasme, mais qui ont la même signification que les crêtes d'empreinte, et ne servent qu'à réunir les cellules entre elles. Celles-ci sont filiformes et s'unissent toujours à des prolongements semblables portés par des cellules voisines. Leur nombre sur une cellule varie de 2 à 4.

Les granulations pigmentaires sont maintenant disséminées dans toute l'étendue du corps protoplasmique de la cellule. Les granules vitellins se distinguent bien du protoplasma qui les entoure parce qu'ils réfractent plus fortement la lumière; ils ont souvent une forme tétraédrique, et l'on reconnaît facilement qu'ils proviennent par fragmentation des granules vitellins plus volumineux qu'on rencontre intacts dans les segments inférieurs. Leur apparition dans les cellules de la partie supérieure de l'œuf, et leur disparition aux stades plus avancés, indiquent clairement qu'ils servent de substance alimentaire à l'embryon. Comment ces granules pénètrent dans les segments supérieurs, c'est ce qui s'explique, en partie du moins, par le fait de la segmentation profonde telle que nous l'avons décrite plus haut.

Au stade que nous considérons maintenant, on trouve le plancher de la cavité de segmentation constitué exclusivement de cellules, dont le corps protoplasmique est formé de vitellus grossièrement granuleux. Il n'en était pas de même au stade précédent. Ceci montre que les segments qui prennent naissance au fond de la cavité segmentaire se déplacent latéralement pour prendre part à la formation du bourrelet marginal. Ces cellules, comme nous l'avons vu plus haut, sont en partie formées de vitellus grossièrement granuleux. Il en est de même des segments qui en proviennent.

Mais la participation des segments profonds à la formation du bourrelet marginal n'est pas la seule cause de la présence de granulations vitellines dans les cellules de la partie supérieure de l'œuf. Comme je l'ai dit plus haut, il existe, entre le germe et le vitellus grossièrement granulé, une couche de vitellus qui renferme des fragments de granules vitellins. Par sa consistance et par sa position, cette couche fait la transition entre le germe et le vitellus grossièrement granulé. Étant placée sous le germe, elle participe, sans aucun doute, à la formation des premiers globes segmentaires de la partie supérieure de l'œuf. Les segments qui dérivent des premiers doivent également contenir des granules vitellins.

Dans les cellules finement granulées on trouve des noyaux qui, grâce à leur affinité pour l'hématoxyline, deviennent très apparents sur des coupes colorées. Ces noyaux ont une forme ovale; ils sont dépourvus de membrane. A l'intérieur des noyaux se montrent des nucléoles qui, sur les préparations colorées, apparaissent comme de petits corpuscules. La présence des nucléoles est très caractéristique pour les cellules finement granulées : dans les cellules grossièrement granulées, je n'ai pas pu en découvrir, malgré les recherches les plus minutieuses.

Les nucléoles sont formés d'un amas de granulations suspendues dans une gangue commune, qui diffère très peu de la substance nucléaire. La limite des nucléoles se reconnaît facilement, parce que les granules qui les composent sont disposés toujours suivant un ordre régulier. La composition des nucléoles est surtout manifeste dans des noyaux en voie de division. La division du noyau est toujours précédée par celle des nucléoles. Le nucléole s'allonge, prend une forme cylindrique, et, peu à peu, il se sépare en deux par étranglement. La division du noyau succède à celle du nucléole.

Les cellules segmentaires grossièrement granulées de la partie inférieure de l'œuf se distinguent de celles que nous venons de décrire, en ce qu'elles sont riches en granules vitellins, et par l'aspect de leurs noyaux qui n'apparaissent d'ailleurs qu'aux derniers stades de la segmentation. Peut-être existaient-ils aux

stades antérieurs, et ne parvient-on pas à les apercevoir à raison de leur exiguïté. Le protoplasme des globes grossièrement granulés ressemble à celui des segments finement granulés; mais, dans les premiers, il est à tel point bourré de granules vitellins qu'on ne reconnait sa présence que dans les endroits moins chargés de granules. Quant au nucleus, il est placé au milieu du globe segmentaire; il se constitue d'une substance homogène, qui se colore fortement par l'hématoxyline.

Au stade suivant du développement, par la description duquel nous terminerons ce chapitre, nous voyons se continuer les processus que nous avons fait connaître au stade précédent. La partie supérieure de l'œuf, qui est la plus claire des deux, s'étend de plus en plus vers le bas, et la cavité segmentaire gagne aussi dans tous les sens. La forme de cette partie supérieure est quelque peu asymétrique, et cette asymétrie devient maintenant plus évidente. D'un côté le bourrelet marginal est plus épaissi que de l'autre. Au stade suivant cette asymétrie s'accuse davantage encore. La structure des segments et leur disposition diffèrent si peu du stade précédent que je puis me borner à ces quelques indications, et passer à l'interprétation des faits que j'ai exposés dans ce chapitre.

Une particularité distinctive de la segmentation du Sterlet, est qu'elle commence sur le germe, et que les premiers sillons n'intéressent, au début, que le germe seul. En cela l'œuf du Sterlet diffère de tous les œufs qui subissent une segmentation totale. On connaît, il est vrai, des œufs chez lesquels une partie se divise avant l'autre; mais dans tous ces cas, l'œuf se divise en deux parties qui, pour être inégales, n'en sont pas moins complètement séparées l'une de l'autre. Il en est tout autrement chez le Sterlet.

Les premiers sillons qui apparaissent sont tous des sillons méridiens peu profonds, qui ne traversent que la partie supérieure du germe et ressemblent, en tous points, aux sillons de l'œuf des poissons osseux et plagiostomes. La seconde particularité qui distingue la segmentation du Sterlet, c'est le caractère même des sillons. Pendant les premiers stades les sillons sont si peu profonds, qu'ils ne

font qu'entailler la surface du vitellus, sans séparer les segments les uns des autres. Dans les œufs qui subissent une segmentation totale, les sillons s'enfoncent dans le vitellus et s'ils ne séparent pas complètement les segments, ils ne ménagent en tout cas que des bandes de vitellus très minces qui les rattachent les uns aux autres. Au contraire, chez les poissons osseux et chez les plagiostomes, où la segmentation est incomplète, on observe des sillons superficiels comme chez le Sterlet. J'ai déjà cité la description que Balfour a faite de la segmentation chez les Plagiostomes; elle s'accorde parfaitement avec les faits qui marquent le début de la segmentation du Sterlet. En ce qui concerne les poissons osseux, je m'en rapporte aux observations de His. Les premières phases de la segmentation des œufs du Sterlet, présentent une grande ressemblance avec la segmentation partielle des œufs méroblastiques des poissons osseux et des Plagiostomes.

Mais si nous considérons les stades plus avancés de la segmentation du Sterlet, nous constatons des faits bien différents de ceux que l'on observe chez les poissons Téléostéens et chez les Élasmobranches : nous voyons en effet le vitellus grossièrement granulé, qui ne se fractionne jamais, ni chez les poissons osseux, ni chez les Plagiostomes, subir ici une segmentation totale. Les stades avancés de la segmentation présentent une analogie frappante avec ce que l'on connaît chez les Cyclostomes et chez les Amphibiens. Chez le Sterlet, comme chez ces Vertébrés, tout l'œuf se décompose en segments, et les globes segmentaires interviennent de la même manière, chez les uns et chez les autres, dans la formation des feuillets embryonnaires.

Si donc la division du germe ou, si l'on veut, les premiers stades de la segmentation du Sterlet présentent une grande analogie avec la segmentation partielle des poissons osseux et des Élasmobranches, par son fractionnement total, l'œuf du Sterlet se comporte comme celui des Cyclostomes et des Amphibiens. *Il s'ensuit que la segmentation du Sterlet présente une forme de transition, entre la segmentation des poissons osseux et des Plagiostomes, d'un côté, la segmentation des Cyclostomes et des Amphibiens, de l'autre.*

CHAPITRE III.

La formation des feuillets embryonnaires et de la cavité intestinale primitive.

Nous venons de voir qu'il y a lieu de considérer dans l'œuf, à la fin de la segmentation, deux parties bien distinctes : sa partie supérieure est constituée par une calotte composée de petites cellules : elle forme à la fois la voûte et les parois latérales de la cavité de segmentation. Mais tandis que la voûte est formée par un petit nombre de rangées de cellules, les parois latérales sont très épaissies dans le bourrelet marginal, qui a la forme d'un anneau plus volumineux d'un côté et s'amincissant graduellement jusqu'au côté opposé. La partie inférieure de l'œuf est constituée par des cellules beaucoup plus volumineuses, mais dont la dimension décroît progressivement à partir du pôle inférieur, tant à la surface que dans la profondeur. Sur des coupes faites suivant l'axe de l'œuf, on peut voir, même à l'œil nu, une limite fort nette entre ces deux parties constitutives de l'œuf.

Le blastopore et la cavité intestinale primitive apparaissent sous la partie la plus épaisse du bourrelet marginal, à la limite entre l'hémisphère supérieur et l'hémisphère inférieur. Ce blastopore présente, au début, la forme d'une faucille ou d'un croissant. On sait qu'il en est de même chez les Amphibiens. La figure 13 représente une coupe faite suivant l'axe de l'œuf, à travers le blastopore, au moment où il présente encore cette forme primitive. On y voit une fente pénétrant à l'intérieur de l'œuf; elle est délimitée, d'une part, par le bourrelet marginal; d'autre part, elle s'engage entre les globes de la partie inférieure de l'œuf.

Comme à ce stade le blastopore a encore la forme d'une faucille, et comme il s'agrandit peu à peu en conservant la même forme, les coupes faites à travers le blastopore nous montrent une fente plus ou moins profonde suivant que le croissant a été coupé vers son milieu ou près de ses extrémités. Les figures 13A et 13B représentent deux coupes successives, faites près de

l'extrémité du blastopore, A, plus près du bord et B, plus près du centre. Le bourrelet marginal est formé de petites cellules colorées en violet par l'hématoxyline. La partie profonde du bourrelet marginal est adjacente à des cellules de la partie inférieure de l'œuf; celles-ci se distinguent par leur couleur jaunâtre et par ce fait qu'elles renferment beaucoup de granules pigmentaires; ces cellules sont représentées dépourvues de noyaux dans les figures en question ; c'est que leurs noyaux étaient très peu apparents dans la préparation d'après laquelle j'ai dessiné les figures dont il s'agit.

Mais sur des préparations convenablement colorées on peut fort bien constater que ces cellules renferment, elles aussi, des noyaux; il est cependant à remarquer que toujours ces noyaux sont dépourvus de nucléoles, comme c'est le cas pour toutes les cellules de la partie inférieure de l'œuf.

La différence que l'on constate, quant à l'action des matières colorantes, entre les cellules de la partie supérieure et celles de la partie inférieure de l'œuf, nous permet de reconnaître que le premier rudiment de la cavité intestinale primitive est circonscrit par les cellules de la partie inférieure de l'œuf. D'abord cet enfoncement a l'apparence d'un sillon peu profond (fig. 13A); plus tard il s'étend en profondeur, gagne surtout vers le haut et prend la forme d'une fente (fig. 13B).

La formation de la cavité digestive primitive, qui s'engage exclusivement dans la partie inférieure de l'œuf, nous rend compte de la valeur morphologique des cellules des deux parties qui constituent l'œuf segmenté. La partie supérieure, composée de cellules finement granulées qui procèdent en grande partie du germe, devient, aux stades ultérieurs du développement, le feuillet embryonnaire supérieur. Elle forme la voûte de la cavité segmentaire et s'épaissit vers le bas et sur les côtés pour former le bourrelet marginal. La voûte de la cavité segmentaire n'est composée que de trois rangées de cellules. Le nombre de ces rangées dans le bourrelet marginal est beaucoup plus considérable. La partie inférieure de l'œuf, qui est grossièrement granulée et qui, au moment de la formation du blastopore, constitue

l'hémisphère inférieur de l'œuf, doit être considérée comme homologue au feuillet embryonnaire inférieur, à cause de la part exclusive qu'elle prend à la formation de la cavité digestive primitive.

Ainsi la différenciation des deux feuillets embryonnaires primitifs a lieu pendant la segmentation.

La formation du mésoderme commence assez tôt et marche parallèlement avec le développement de la cavité digestive primitive. Mais, avant de passer à l'étude du mésoderme, nous devons considérer les modifications extérieures de l'œuf aux stades subséquents.

Ces modifications sont très simples : elles consistent, avant tout, dans l'extension progressive du feuillet embryonnaire supérieur autour du feuillet inférieur. Ce dernier finit par être à peu près complètement recouvert par le feuillet supérieur et, vers la fin de cette période, il n'apparaît plus à la surface de l'œuf que suivant une région circulaire qui a l'apparence d'une tache foncée : la solution de continuité que présente en ce point le feuillet externe est occupée par un bouchon de couleur foncée. La seule différence qui, à ce stade, existe entre un œuf de Sterlet et celui d'un Amphibien, c'est que chez les Amphibiens le feuillet supérieur de l'œuf est foncé, alors que le bouchon qui se rattache au feuillet inférieur est incolore et apparaît comme une tache blanche sur le fond coloré de l'œuf (bouchon de Ecker ou bouchon vitellin); tandis que, chez le Sterlet, tout au contraire, la partie supérieure est claire, et c'est la partie inférieure qui apparaît comme une tache foncée à laquelle nous n'hésitons pas à donner le même nom de bouchon de Ecker.

En même temps nous voyons apparaître, dans la partie supérieure de l'œuf, les premiers rudiments des organes de l'embryon. Sur le côté de l'œuf qui deviendra le côté dorsal de l'embryon on aperçoit une tache foncée, placée juste au-dessus du bourrelet marginal. Cette tache constitue le premier rudiment du corps de l'embryon; elle s'étend de bas en haut en même temps que la cavité digestive, et vers la fin de la période de formation de cette dernière, elle présente des contours assez distincts.

Les caractères de ce rudiment embryonnaire et ses modifications ultérieures seront décrits dans le chapitre suivant.

Pendant l'extension progressive de la partie supérieure de l'œuf, la fente qui constitue le blastopore gagne de proche en proche la face abdominale de l'œuf. J'appelle côté dorsal cette face de l'œuf sur laquelle apparaît tout d'abord l'enfoncement par où débute la cavité digestive, suivant laquelle cet enfoncement s'étend jusqu'à devenir une large cavité, cette face enfin qui montre le premier rudiment du corps de l'embryon.

Je désigne, sous le nom de côté ventral ou abdominal, la face opposée à la première.

Le blastopore, qui naît au côté dorsal, s'étend le long de la limite du bourrelet marginal pour prendre enfin une forme annulaire.

La structure de l'œuf, durant l'enveloppement, mérite de fixer notre attention; car c'est à cette période que commence la différenciation des feuillets embryonnaires primitifs et qu'apparaît le mésoderme.

La formation du mésoderme a lieu du côté dorsal. De ce côté la cavité digestive primitive, superficiellement placée, n'est recouverte extérieurement que par le bourrelet marginal tapissé, à sa face interne, par une couche de cellules du feuillet inférieur. La figure 14 montre cette partie dorsale, telle qu'elle apparaît à la coupe (Hartnack système 7).

Les petites cellules qui constituent le bourrelet marginal ne mesurent pas plus de 0,013 millimètres de diamètre. Elles conservent assez longtemps les mêmes dimensions, tandis que les cellules du feuillet inférieur grandissent beaucoup. Au pôle inférieur de l'œuf, dans le bouchon de Ecker, les cellules superficielles du feuillet inférieur atteignent 0,08 millimètres, et même 0,1 millimètre de diamètre. Vers l'intérieur de l'œuf ces cellules diminuent de diamètre. Celles qui constituent la voûte de la cavité digestive mesurent à peine 0,05 millimètres.

Pour plus de clarté dans la description du feuillet embryonnaire inférieur, je désignerai la partie de ce feuillet qui délimite la cavité digestive du côté du dos sous le nom de *paroi dorsale*

de la cavité digestive, le reste du feuillet entodermique formant le plancher de la cavité digestive, sous le nom de « *partie ventrale de l'entoderme.* Cette dernière correspond au « Drüsenkeim » de Remak. La paroi dorsale de la cavité digestive ne consiste qu'en une seule couche de cellules, dont les dimensions augmentent de bas en haut, c'est-à-dire du blastopore vers la voûte de la cavité digestive primitive. Près de cette voûte leur diamètre est à peu près celui des cellules de la partie ventrale de l'entoderme.

Des cellules de l'entoderme placées au-dessus de la voûte de la cavité digestive passent dans le rudiment embryonnaire, et se trouvent en ce point interposées entre les deux feuillets embryonnaires. Ces cellules, qui sont très importantes à considérer pour trancher la question de savoir comment se forme le mésoderme, n'ont pas les mêmes dimensions dans les différentes parties du rudiment embryonnaire. Dans la partie supérieure de ce rudiment, c'est-à-dire près de la voûte de la cavité digestive, elles sont assez grandes et grossièrement granulées, comme les cellules de la partie ventrale de l'entoderme. Dans la partie inférieure du rudiment embryonnaire, là où ces cellules sont adjacentes aux cellules du bourrelet marginal, elles sont beaucoup plus petites, deviennent plus finement granulées et en général ont beaucoup de ressemblance avec les cellules du bourrelet marginal. En ce point, les cellules placées entre les cellules supérieures et les cellules inférieures, par leurs dimensions aussi bien que par l'aspect de leur protoplasme, font la transition entre les premières et les dernières.

Il est donc évident que l'entoderme pénètre très tôt dans la partie dorsale de l'embryon et qu'il occupe juste la place qui, plus tard, sera le siège du mésoderme.

Avant d'émettre notre avis relativement à la formation du mésoderme nous allons examiner quelles sont à priori les possibilités. Le mésoderme étant interposé entre l'exoderme et l'entoderme et apparaissant d'ailleurs postérieurement à ces deux feuillets primordiaux, il est clair que le feuillet moyen dérive, soit du feuillet embryonnaire supérieur, soit du feuillet embryonnaire inférieur. Si le mésoderme provient de l'exoderme, il

peut résulter soit d'un dédoublement de ce feuillet dans toute l'étendue de l'embryon, comme Remak l'a admis pour les amphibiens; ou bien il se forme à la suite d'un épaississement de la partie axiale de l'exoderme, par extension progressive à partir de la ligne médiane entre les deux feuillets primitifs. Kölliker soutient, pour les oiseaux et les mammifères, ce mode de formation du mésoderme. Il pourrait provenir enfin d'une extension progressive vers le haut du bourrelet marginal qui n'est en définitive qu'un épaississement de l'exoderme.

Si, au contraire, le mésoderme dérive de l'entoderme, il est possible d'imaginer aussi plusieurs modes de formation. Il pourrait se former aux dépens de l'entoderme par voie de délamination en deux couches distinctes, dont l'une, la couche interne formée d'une seule rangée de cellules, serait la paroi dorsale de la cavité digestive, l'autre externe, placée entre cette dernière et l'exoderme, serait le mésoderme. Owsjannikoff, Wagner et Kowalevsky admettent que, chez le Sterlet, les choses se passent ainsi (*loc. cit.*, p. 178); Owsjannikoff croit qu'il en est de même chez les Cyclostomes.

Le mode de formation serait bien différent si les cellules de l'entoderme pénétraient de haut en bas dans le rudiment embryonnaire pour venir s'interposer entre l'exoderme et la paroi dorsale de la cavité digestive. Nous pouvons nous borner à l'indication de ces diverses possibilités et rechercher maintenant, par l'examen des coupes transverses et longitudinales laquelle de ces hypothèses se vérifie, en ce qui concerne le Sterlet.

Au stade représenté par la figure 15, la cavité digestive a subi des modifications importantes. Du côté dorsal elle est beaucoup plus étendue que du côté ventral, et cette différence s'accuse de plus en plus par la suite (fig. 16). Bientôt la partie ventrale de la cavité devient tout à fait insignifiante, comparativement à la partie dorsale. Pour ce motif nous l'appellerons la partie supplémentaire de la cavité digestive primordiale.

Dans la partie supérieure de l'œuf, aux deux stades que nous considérons (fig. 15 et 16), l'exoderme se constitue de deux rangées de cellules très semblables les unes aux autres, très diffé-

rentes, au contraire, des cellules de l'entoderme. Dans la partie inférieure de l'embryon et dans le bourrelet marginal, cette limite nette entre les deux feuillets disparaît. La cause en est évidente. Dans la partie supérieure de l'embryon, où les cellules de l'entoderme conservent encore leur caractère, elles ne se colorent guère autant par l'hématoxyline que les cellules du feuillet supérieur. Les différences qui existent entre elles et ces dernières sont beaucoup plus apparentes que dans la partie inférieure de l'embryon, où ces mêmes cellules s'étant multipliées par divisions successives, sont notablement plus petites et ont perdu par là leurs caractères primitifs. En même temps que ces cellules se divisent, les granules vitellins se fragmentent, et, par suite leur protoplasme, devenu finement granulé, est susceptible de se laisser colorer par l'hématoxyline. Ces cellules prennent ainsi des caractères fort semblables à ceux des cellules du feuillet supérieur.

Au début de la formation de la cavité digestive primitive, le feuillet supérieur était formé de trois rangées de cellules; plus tard ces trois couches se réduisent à deux. A partir de ce moment, le feuillet supérieur conserve la même constitution jusqu'à la fin du développement de l'embryon. Les analogies que présentent ces couches avec des couches semblables que l'on trouve chez les embryons des Amphibiens et des poissons, justifient les dénominations que nous leur avons données : l'externe, nous l'appelons *lamelle superficielle*, l'interne, *couche fondamentale de l'exoderme*. Je conserve les noms donnés par Götte, de préférence à ceux qui ont été proposés par d'autres observateurs, tels que « Umhüllungshaut » et feuillet nerveux, parce que, chez le Sterlet, les deux couches du feuillet supérieur participant à la formation du système nerveux, on ne peut pas réserver exclusivement à l'une d'elles la dénomination de feuillet nerveux.

La transformation du feuillet supérieur, formé d'abord de trois couches cellulaires en un exoderme composé de deux couches, pourrait suggérer l'idée qu'une de ces couches sert à la formation du mésoderme; c'est à dire que le mésoderme se forme par délamination aux dépens du feuillet supérieur, comme Remak l'a

admis pour les Amphibiens. Mais l'examen minutieux des faits conduit à rejeter cette supposition. Si l'hypothèse était exacte, le mésoderme devrait se trouver partout où s'observe la réduction du nombre des assises cellulaires de l'exoderme, non seulement dans l'embryon, mais aussi sur tout le reste de la surface de l'œuf et notamment à la voûte de la cavité de segmentation; or, le mésoderme n'apparaît que dans l'embryon. Si cette délamination se produisait dans le rudiment embryonnaire seul, nous devrions retrouver les trois rangées exodermiques en dehors de l'embryon, ce qui n'est pas le cas. La modification que subit l'exoderme, la réduction du nombre des assises cellulaires qui le constituent, doit donc recevoir une autre explication que celle qu'en a donnée Remak, en ce qui concerne les Amphibiens. Cette modification dans la constitution de l'exoderme est produite par un déplacement des cellules de l'exoderme marchant parallèlement avec l'extension progressive de ce feuillet. Il a été dit plus haut que les cellules de l'exoderme conservent pendant longtemps leurs dimensions primitives de 0,013 millimètre de diamètre. Ce fait prouve que ces cellules ne se multiplient guère. D'un autre côté, l'exoderme s'étend toujours en surface, de façon à recouvrir de plus en plus complètement l'entoderme. Cette extension n'est donc possible qu'à la condition que l'exoderme s'amincisse ou, ce qui revient au même, à la condition que ses cellules se déplacent. Les cellules rangées d'abord en trois couches, se disposent ensuite de façon à en former deux. A des phases plus avancées du développement, on observe des déplacements analogues des éléments dans d'autres parties de l'embryon, dans le rudiment du système nerveux, par exemple. Nous en reparlerons dans le chapitre suivant.

L'origine exodermique du mésoderme, telle que la décrit Kœlliker pour les Oiseaux et les Mammifères, n'est pas admissible en ce qui concerne le Sterlet. Toutes les coupes transversales montrent que le feuillet supérieur se constitue de deux rangées de cellules jusqu'au moment où la partie axiale de l'embryon, s'épaissit pour donner naissance à la plaque médullaire.

Mais le mésoderme ne se forme-t-il pas par extension du

bourrelet marginal? S'il en était ainsi, le mésoderme devrait se développer de bas en haut, apparaître au niveau du bourrelet marginal et progresser vers la voûte de la cavité digestive primitive.

En décrivant le stade précédent, j'ai déjà dit que le bourrelet est composé de cellules parfaitement semblables à celles qui constituent le reste de l'exoderme. Il n'y a de limite bien nette, entre l'exoderme et l'entoderme qu'à la partie supérieure du bourrelet marginal, et il en est de même dans le rudiment embryonnaire. Les cellules qui remplissent l'espace qui sépare l'exoderme de l'entoderme du rudiment embryonnaire, occupent exactement la place où, par la suite, on trouve le mésoderme. Leur position démontre à elle seule qu'elles interviennent dans la formation de ce feuillet. Mais comme elles passent insensiblement aux cellules du bourrelet marginal, il y a lieu de se demander si les cellules de ce dernier ne participent pas aussi à la formation du mésoderme. On peut décider la question en comparant entre elles les coupes représentées par les figures 15 et 16. Les cellules de l'entoderme (fig. 15) qui pénètrent de haut en bas dans le rudiment embryonnaire, n'ont ni les mêmes dimensions, ni les mêmes caractères. Dans la partie supérieure de l'embryon elles sont plus grandes : elles mesurent en moyenne 0,018 millimètres de diamètre environ. On voit ces cellules présenter des dimensions de plus en plus faibles au fur et à mesure qu'on les considère plus près du bourrelet marginal, et enfin, au bord du bourrelet, elles n'ont plus guère que 0,013 millimètres de diamètre, c'est-à-dire qu'elles ont les mêmes dimensions que les cellules du bourrelet marginal lui-même. Plus la cavité digestive s'étend et plus l'embryon grandit, plus le nombre de ces petites cellules s'accroît; elles formeront bientôt une couche continue entre l'exoderme et l'entoderme dans toute la longueur de l'embryon. Dans la partie supérieure de ce dernier, en avant de l'extrémité antérieure de la cavité digestive, cette couche se continue dans la partie ventrale de l'entoderme (fig. 16). Cette couche de cellules n'est autre chose que le mésoderme.

Par la comparaison des figures 15 et 16, il devient donc évi-

dent que le mésoderme s'étend graduellement de bas en haut, c'est-à-dire du bourrelet marginal vers la voûte de la cavité digestive. Son extension peut être déterminée, soit par la multiplication des cellules du bourrelet marginal, soit par celle des cellules de l'entoderme avec lesquelles le mésoderme se continue à son extrémité antérieure. Si l'accroissement de ce feuillet avait sa cause dans le bourrelet marginal, les cellules du bourrelet, à raison de leur multiplication, devraient devenir de plus en plus petites et le feuillet moyen devrait être nettement séparé à son extrémité antérieure de la masse entodermique : les cellules de l'entoderme sont en effet, au début du développement, beaucoup plus grandes que les cellules du bourrelet marginal. En fait cette limite tranchée entre le mésoderme et l'entoderme n'existe pas. Au contraire *le mésoderme, durant toute la période de formation de la cavité digestive primitive, passe insensiblement à la partie ventrale de l'entoderme.* Il s'ensuit que l'accroissement du mésoderme se fait aux dépens des cellules de l'entoderme, qui est tout au moins le principal facteur dans sa formation et non pas aux dépens du bourrelet marginal. Cette conclusion rend parfaitement compte de toutes les particularités que l'on observe sur n'importe quelle coupe de l'œuf, quelle que soit la phase du développement que l'on considère.

Pour étudier les premières phases de la formation du mésoderme, il faut remonter jusqu'à l'apparition du blastopore et de la cavité digestive primitive.

Les cellules entodermiques adjacentes au bord du bourrelet marginal se divisent bien plus tôt que les cellules centrales et les cellules entodermiques avoisinant le pôle inférieur de l'œuf. Quand ces cellules entodermiques déjà réduites sont refoulées sous le bourrelet marginal, quelques unes d'entre elles se maintiennent avec leurs caractères primitifs, sous les cellules entodermiques différenciées, pour former la paroi dorsale de la cavité digestive. Ce sont ces cellules entodermiques réduites, après s'être multipliées, qui constituent le premier rudiment du mésoderme. Au fur et à mesure que la cavité digestive s'étend vers le haut, de nouvelles cellules de l'entoderme placées immédiate-

ment au contact de l'ectoderme viennent faire partie du rudiment embryonnaire; les plus superficielles deviennent à leur tour cellules mésodermiques : après s'être multipliées, elles prennent des caractères très semblables à ceux des cellules du bourrelet marginal, et de cette façon, tant que la cavité digestive primitive s'étend, le mésoderme s'accroît de bas en haut aux dépens de l'entoderme.

Nous devons examiner maintenant les modifications que subit la cavité segmentaire, qui atteint le maximum de son développement au commencement de l'apparition de la cavité digestive primitive et disparaît quand cette dernière se trouve complètement constituée. Au début, la cavité segmentaire est limitée, d'une part, par l'exoderme, de l'autre, par l'entoderme Le premier feuillet forme la voûte, le second, le plancher de cette cavité. Plus tard, la cavité est délimitée de tous côtés par l'entoderme. Sous le feuillet supérieur qui en forme la voûte, se voit une couche de cellules entodermiques.

La cause qui amène l'apparition de cette couche de cellules entodermiques à la voûte de la cavité de segmentation est probablement double : elle réside, d'une part, dans la division rapide des cellules entodermiques à la limite entre la partie supérieure et la partie inférieure de l'œuf (voir plus haut), d'autre part dans l'extension progressive de la cavité digestive primitive. La multiplication des cellules de l'entoderme, au contact du bourrelet marginal et au fond de la cavité de segmentation, doit amener une extension en surface de la couche de petites cellules qui résultent de cette division rapide; cette extention se fera naturellement vers le point de moindre résistance qui siège au pourtour de la cavité de segmentation. La formation de l'invagination digestive se caractérise par un refoulement de l'entoderme. Ces cellules poussées de bas en haut monteront passivement le long de la voûte de la cavité de segmentation.

Vers la fin de la période de formation des feuillets embryonnaires, la cavité segmentaire se réduit beaucoup. Elle gagne le côté ventral de l'embryon, perd sa forme régulière et diminue peu à peu d'étendue jusqu'au moment où elle disparaît complètement.

Avant de terminer ce chapitre je résumerai en quelques mots les phases successives de la formation des feuillets et je les comparerai en même temps à celles des autres vertébres.

Le mode de formation de l'exoderme et de l'entoderme, aussi bien que tous les stades du développement de l'embryon, présentent les plus grandes analogies avec ce que l'on connaît du développement des Batraciens.

La comparaison de ces premiers stades de l'évolution des Batraciens avec ceux de l'*Amphioxus* et des Cyclostomes a été faite par Balfour; je ne pourrais que répéter ici ce qu'il a écrit sur ce sujet. Je me bornerai à faire un exposé sommaire des phases principales de cette période du développement. Il ressort clairement de tout ce qui précède qu'après la segmentation l'œuf du Sterlet peut être ramené au type de la *Diblastula* ou *Amphiblastula*; il est pourvu d'une cavité segmentaire assez bien développée. L'*Amphiblastula* se transforme ensuite en une *Gastrula*. Il faudrait s'attendre, à raison de la constitution de l'*Amphiblastula* du Sterlet, à la voir se transformer en *Gastrula* non par invagination, mais exclusivement par épibolie ou, si l'on veut, voir l'*Amphiblastula* devenir une *Amphigastrula*. Contrairement à cette prévision, nous trouvons bien plutôt chez le Sterlet une *Archigastrula* qu'une *Amphigastrula*. La *Gastrula* du Sterlet ne diffère de l'*Archigastrula* typique, telle qu'elle se présente par exemple, chez l'*Amphioxus*, que par ce fait qu'une partie seulement de l'entoderme s'invagine chez notre Ganoïde. La cause pour laquelle une partie seulement de l'entoderme s'invagine réside bien probablement dans les dimensions considérables des cellules entodermiques et aussi dans leur nombre élevé. Peut-être d'autres circonstances encore inconnues interviennent-elles en même temps que celles que nous signalons.

L'accumulation du vitellus nutritif dans les cellules de l'entoderme constitue en général un obstacle à l'invagination. Cependant, chez quelques mollusques, les *Natica*, par exemple, l'œuf est fortement chargé d'éléments nutritifs (1). Les cellules de l'ento-

---

(1) Bobretzky, *Archiv, f. mikrosk. Anatomie*, Bd. XIII, p. 95.

derme, quoique beaucoup plus grandes que les cellules de l'exoderme, constituent ensemble un feuillet qui s'invagine véritablement. Une *Amphiblatula* typique se transforme en une *Archigastrula* non moins typique.

On objectera peut-être à l'interprétation donnée par moi de la *Gastrula* du Sterlet que l'on trouve entre les cellules de l'entoderme une grande quantité de cellules vitellines, que, par conséquent, l'invagination que nous voyons se produire chez le Sterlet peut être considérée comme résultant d'un pli de la couche entodermique au-dessous de l'exoderme, que l'entoderme s'étend à l'état de lamelle de l'extrémité postérieure vers la partie antérieure de l'embryon, comme cela s'observe dans plusieurs cas de *Gastrula* épibolique ou *Amphigastrula*. Je répondrai, en rappelant simplement le fait suivant : pendant la formation de la cavité digestive primitive, toutes les cellules entodermiques ont les mêmes dimensions, toutes ont une signification formative. La preuve en est que le mésoderme se forme précisément aux dépens de cette partie de l'entoderme qui ensuite sert à la formation du vitellus nutritif.

Plusieurs travaux embryologiques récents tendent à montrer que le mésoderme apparaît tout d'abord au voisinage du blastopore, et qu'il a pour origine quelques cellules placées à la limite entre l'exoderme et l'entoderme. L'accroissement du mésoderme se fait à l'extrémité postérieure de l'embryon, de sorte que ce feuillet gagne progressivement d'arrière en avant. Le développement du mésoderme du Sterlet n'est pas en opposition avec cette manière de voir, quoique son mode de formation présente, chez ce poisson, des caractères particuliers. En effet, si la formation du mésoderme débute à l'extrémité postérieure de l'embryon en dessous du bourrelet marginal, si, comme chez la plupart des autres animaux il progresse d'arrière en avant, il n'en est pas moins vrai que son allongement, aux dépens de cellules endodermiques, se fait à son extrémité antérieure. Il a l'apparence d'une lame interposée entre l'exoderme et la paroi dorsale de la cavité digestive. Ses bords correspondent à la limite de cette

dernière. L'accroissement du mésoderme aux dépens de cellules entodermiques marche simultanément avec l'extension de la cavité digestive primitive. Dans la partie antérieure de l'embryon le mésoderme n'est pas séparé de l'entoderme, mais il se continue avec lui; dans sa partie postérieure ce feuillet est déjà fort développé, et donne naissance à plusieurs organes, quand en avant il est encore formé de toutes jeunes cellules à peine distinctes des cellules de l'entoderme. La partie la plus âgée du mésoderme se trouve donc en arrière.

Il me reste encore à comparer la formation du mésoderme telle que nous la connaissons chez le Sterlet, avec son mode d'évolution chez l'*Amphioxus*. Chez ce dernier s'observe un mode primordial qui ne se trouve pas seulement chez le plus inférieur des Vertébrés, mais aussi dans plusieurs autres groupes du règne animal. Le mésoderme de l'*Amphioxus* se développe, comme l'ont montré les belles recherches de Kowalevsky, aux dépens de deux évaginations latérales de l'entoderme. Ces diverticules latéraux se séparent plus tard de l'entoderme et se segmentent pour donner naissance aux segments primordiaux. Sur la ligne médiane, du côté du dos, sous la gouttière médullaire, se forme la corde dorsale. On sait aujourd'hui que cet organe ne présente pas la même origine chez tous les Vertébrés : il est tantôt d'origine entodermique, tantôt mésodermique. L'*Amphioxus* est le seul Vertébré chez lequel la formation du mésoderme ait conservé un mode aussi primitif.

Chez les Vertébrés plus élevés ce mode originel de formation s'est tellement modifié, qu'on a de la peine à rattacher les uns aux autres les divers processus connus. Chez le Sterlet il n'apparaît pas de diverticules creux de l'entoderme et, comme nous le verrons plus loin, la corde dorsale dérive du mésoderme et non de l'entoderme comme chez l'*Amphioxus*. En cela le Sterlet diffère de l'*Amphioxus*. Par contre l'origine entodermique du mésoderme, sa formation du côté du dos de l'embryon, et tout d'abord à son extrémité postérieure, sont autant de points de ressemblance entre l'*Amphioxus* et le Sterlet. Ces analogies suffi-

sent à notre avis pour considérer le mésoderme de notre Ganoïde comme homologue de celui de l'*Amphioxus*. On peut dire en un certain sens, que chez le Sterlet également le mésoderme est un diverticule de l'entoderme, qui s'engage entre l'exoderme et la paroi dorsale de la cavité digestive. La différence entre l'*Amphioxus* et le Sterlet dépend du mode particulier suivant lequel se fait la séparation de ce feuillet; mais cette différence n'a rien d'essentiel. Chez l'*Amphioxus* il apparaît deux diverticules creux entre lesquels règne une évagination médiane formant le premier rudiment de la corde dorsale ; nous devons considérer comme mésoderme toute cette partie de l'endoderme de l'*Amphioxus*, qui donne lieu à la formation de ces trois diverticules, car chez d'autres Vertébrés, chez le Sterlet, par exemple, la corde dorsale n'est que la partie médiane du mésoderme. Chez le Sterlet le mésoderme se forme en définitive par une sorte de délamination et la lame mésodermique ne se divise que plus tard en corde dorsale et segments primitifs. Ce processus de la délamination peut être ramené facilement à l'évagination: nous voyons, en effet, chez des animaux voisins le même organe se former chez les uns par invagination, chez les autres par épaississement suivi de séparation : n'est ce pas le cas pour la moëlle épinière, qui, chez les poissons osseux, ne se forme pas comme chez les autres Vertébrés aux dépens d'une gouttière, mais aux dépens d'un bourrelet. En ce qui concerne le mésoderme, nous trouvons chez différents Vertébrés des formes de transition entre le type primitif que l'on observe chez l'*Amphioxus*, et le mode réalisé chez le Sterlet. Chez les animaux chez lesquels la corde dorsale se forme aux dépens de l'entoderme, le mésoderme se constitue à son début de deux lames séparées l'une de l'autre sur la ligne médiane (*Plagiostomes*, Balfour, *Batraciens*, Scott). Dans ce cas il y a une grande analogie avec le mode primordial de développement du mésoderme. Néanmoins chez ces Vertébrés les

(1) *Morphologischer Jahrbuch, II*, p. 257-265.

lames mésodermiques sont pleines et non pas creuses comme chez l'*Amphioxus*; il y a donc déjà là une première altération du processus primordial. Chez le Sterlet la déviation du type primitif est plus complète encore, en ce sens que la corde dorsale se forme, aussi bien que les segments mésodermiques, aux dépens d'une couche détachée de l'entoderme par une sorte de délamination. Cette même interprétation des phénomènes de la formation du mésoderme a été émise par Calberla dans son travail sur le développement des Lamproies.

CHAPITRE IV.

LE DÉVELOPPEMENT DES ORGANES INTERNES ET EXTERNES DE L'EMBRYON JUSQU'AU MOMENT DE SON ÉCLOSION.

Dans l'histoire du développement du Sterlet, il est très difficile de fixer les limites entre la période de formation des feuillets embryonnaires et celle pendant laquelle apparaissent les premiers rudiments des organes, comme on le fait ordinairement pour d'autres animaux. Chez le Sterlet, l'enveloppement de la partie inférieure par la partie supérieure, avec différenciation ultérieure des feuillets embryonnaires, marche parallèlement avec l'apparition des premiers organes. C'est le mésoderme qui subit les modifications les plus apparentes, pendant les premiers temps du développement; dans ce feuillet se différencient les premiers organes.

Cette période du développement de l'embryon, qui s'étend depuis le dernier stade étudié jusqu'au moment de l'éclosion, peut être divisée en deux parties. Dans la première, les premiers organes de l'embryon apparaissent à l'état de rudiments; dans la seconde, ils se développent ultérieurement. La première période commence au moment de la formation du champ embryonnaire, de la plaque médullaire ou axiale et du sillon primitif; elle se termine par l'occlusion de la gouttière médullaire.

I. — *Les modifications de l'œuf jusqu'à l'occlusion de la gouttière médullaire.*

L'indication des premiers organes du Sterlet est apparente dès la fin du premier jour du développement. Le champ embryonnaire se montre alors au-dessus du bord du blastopore. Il correspond à cette partie de l'œuf qui se trouve entre la cavité digestive et l'extérieur, du côté de la face dorsale de l'œuf; sa forme est la même que celle de la cavité digestive. Son extension

vers le haut marche parallèlement avec le développement de cette dernière; elle répond toujours à la limite d'extension du mésoderme.

Au second jour du développement, quand le feuillet supérieur recouvre les quatre cinquièmes environ de la surface de l'œuf, il apparaît, au milieu du champ embryonnaire, un sillon qui mesure à peu près 0,7''' de longueur. Il est délimité latéralement par deux bourrelets qui se réunissent en avant (fig. 17). L'extrémité postérieure de ce sillon correspond exactement au blastopore, de sorte que les bourrelets qui le bordent se continuent en ce point avec le bourrelet marginal; c'est pourquoi le bord de ce dernier présente une légère échancrure à l'extrémité postérieure du sillon.

Ce sillon, c'est le sillon primitif, encore appelé la gouttière médullaire. Son extrémité antérieure se dilate, au stade suivant. Cette dilatation de forme rhomboïdale constitue l'ébauche du cerveau. Un peu plus tard, la partie médiane du sillon s'élargit aussi. Les modifications ultérieures de la gouttière médullaire, perceptibles de la surface, consistent dans son accroissement en longueur et dans son occlusion. L'occlusion commence, comme l'ont déjà remarqué Kowalewsky, Owsjannikoff et Wagner, au milieu du sillon. Après la partie moyenne, c'est la partie antérieure du sillon qui se ferme. La partie postérieure est la dernière à subir cette transformation de la gouttière en un tube. Avant d'en finir avec la description du sillon médullaire, nous devons fixer un instant notre attention sur ses deux extrémités. La partie antérieure de la gouttière, au moment de sa différenciation, présente une dépression rhomboïdale; l'angle postérieur de la fossette se continue immédiatement avec le sillon médullaire; l'angle antérieur est aigu et étiré en longueur (fig. 25). La partie des bourrelets médullaires, qui délimite latéralement cette pointe, constitue le rudiment des vésicules cérébrales antérieures; celles-ci se différencient après l'occlusion du sillon médullaire et seront décrites dans la seconde partie de ce chapitre.

La partie postérieure du sillon médullaire s'ouvre directement dans la cavité digestive primitive par l'intermédiaire du blasto-

pore. Ce rapport remarquable a été d'abord découvert par Kowalewsky chez les Plagiostomes, et signalé par Kowalewsky, Owsjannikoff et Wagner chez le Sterlet. Kowalewsky l'a retrouvé ensuite chez d'autres Vertébrés. Cette découverte a été confirmée, depuis, par plusieurs autres observateurs, notamment par Balfour, Götte, Rauber et quelques autres. Chez le Sterlet, ce n'est que vers la fin du développement que l'union entre la cavité digestive et le canal médullaire cesse d'exister. Au fur et à mesure que l'enveloppement de la masse entodermique par l'ectoderme progresse, le bouchon de Ecker devient de plus en plus petit. Il prend la forme d'une poire ; son bout effilé se continue directement dans le sillon médullaire. Vers l'époque de l'occlusion définitive de la partie postérieure du sillon primitif, le blastopore apparaît encore comme une fente longitudinale dirigée suivant l'axe longitudinal de l'œuf.

Les parties latérales du champ embryonnaire, avant l'occlusion du sillon médullaire, subissent, elles aussi, des modifications importantes. Quelque peu avant l'occlusion du sillon médullaire, il apparaît aux deux côtés de la ligne médiane deux bandes blanches qui divergent légèrement en arrière (fig. 18 et 25). Ces deux bandes sont les premiers indices des canaux excréteurs primitifs (canaux de Wolff). Les parties latérales du champ embryonnaire sont divisées par eux en deux parties. Les deux zones internes limitées en dedans par les bourrelets médullaires, en dehors par les canaux de Wolff, forment les plaques vertébrales ; les zones externes comprises entre les canaux de Wolff et les bords du champ embryonnaire constituent les plaques latérales. Les rudiments des canaux de Wolff apparaissent d'abord dans la partie médiane du champ embryonnaire. Leur extrémité antérieure, qui conserve toujours les mêmes rapports avec les autres organes, correspond à la limite postérieure de la dilatation cérébrale. En arrière, les canaux de Wolff ne se prolongent pas bien loin, et, dans les premiers stades de leur développement, ils sont rectilignes dans toute leur longueur.

Nous terminons ici la description des caractères externes pendant la période de formation du sillon médullaire, et nous

passons à l'étude de la structure interne de l'embryon aux stades successifs de cette période. Avant même que le sillon médullaire devienne visible à la surface, des modifications très importantes se montrent dans la constitution du champ embryonnaire.

Par l'examen de coupes faites au moment où le feuillet supérieur ne recouvre encore qu'une partie restreinte de l'œuf (fig. 19), on peut se convaincre de ce fait que la partie la plus épaissie du champ embryonnaire est sa partie axiale. Suivant la ligne médiane, le mésoderme s'enfonce quelque peu à l'intérieur de la cavité digestive. Aux côtés de cette partie axiale du champ embryonnaire, l'exoderme et le mésoderme s'amincissent, et au bord du champ embryonnaire les deux feuillets réunis ne se constituent plus que de trois rangs de cellules. Cet épaississement, qui peut être appelé épaississement axial, joue un rôle important dans les phases ultérieures du développement de la partie médiane du champ embryonnaire. Il prépare, pour ainsi dire, la formation des premiers organes qui apparaîtront sur la ligne médiane, c'est-à-dire du système nerveux et de la corde dorsale. C'est pourquoi nous allons le décrire en détail.

Nous avons dit, au chapitre précédent, que le feuillet supérieur se constitue de deux couches de cellules. Sur toute la surface de l'œuf, sauf dans les limites du champ embryonnaire, l'ectoderme est formé de cellules aplaties disposées en deux rangées. Les cellules superficielles ne se distinguent des cellules profondes que par cette seule particularité qu'elles renferment une plus grande quantité de pigment. Dans le champ embryonnaire, ces deux couches constitutives de l'exoderme présentent une structure différente; on peut le constater en se servant d'un fort grossissement (fig. 19). L'épaississement du feuillet supérieur, dont nous venons de parler, intéresse exclusivement la couche profonde de l'exoderme (fig. 19). La lamelle superficielle consiste en une rangée unique de cellules aplaties. En dehors du champ embryonnaire, ces cellules sont plus volumineuses; à mesure qu'on les observe plus près de l'épaississement axial, on les voit devenir de plus en plus plates, de sorte que, dans l'épaississement

même, elles constituent une couche tellement mince qu'on ne peut en constater la présence qu'en se servant de forts grossissements.

La couche profonde de l'exoderme, au contraire, s'épaissit beaucoup et se constitue, dans toute l'étendue du champ embryonnaire, de deux rangées de cellules. Dans la plaque axiale ces cellules deviennent plus grandes ; de là un épaississement que nous nommerons la plaque médullaire (fig. 19 et 20). Les cellules de la couche profonde sont fortement unies les unes aux autres et, à cause de leur pression mutuelle, elles prennent une forme polyédrique. Dans la plaque médullaire, leur plus grande dimension est perpendiculaire à l'axe longitudinal de l'œuf; au stade suivant cette direction varie quelque peu : les cellules latérales deviennent plus grandes que celles du milieu ; toutes s'allongent normalement à la surface; cependant les extrémités effilées des cellules situées aux côtés de la plaque sont dirigées vers la ligne médiane de l'embryon. Les cellules qui touchent au mésoderme sont pour la plupart triangulaires à la coupe ; elles reposent sur le mésoderme par une base élargie.

Les modifications du mésoderme sont analogues à celles de la couche profonde de l'exoderme. Le mésoderme s'épaissit aussi à partir du bord du champ embryonnaire vers la ligne médiane ; il forme, sous l'épaississement de l'exoderme, une saillie proéminant à l'intérieur de la cavité digestive. Cette partie médiane ou axiale du mésoderme est le rudiment de la corde dorsale. Elle consiste en trois couches des cellules ; aux deux côtés de l'épaississement médian on ne peut en distinguer que deux. La partie axiale du mésoderme est convexe supérieurement et inférieurement : elle déprime la face profonde de l'exoderme de façon à séparer la plaque médullaire en deux moitiés symétriques. La forme des cellules du mésoderme est la même que celle des cellules de l'exoderme : ces cellules sont polyédriques par pression mutuelle.

L'entoderme, dans le champ embryonnaire, se constitue d'une couche unique de cellules plates et granulées. Il forme la paroi de la cavité digestive, et cette paroi ne subit aucune modification

jusqu'à la fin du développement embryonnaire. Seule la partie ventrale de l'entoderme se modifie, et les changements qu'elle subit amènent peu à peu la disparition de la cavité digestive primitive; nous y reviendrons plus loin.

Au stade suivant, le champ embryonnaire est encore plus épaissi; mais en outre il se produit sur la ligne médiane, tant dans le feuillet externe que dans le feuillet moyen, des modifications importantes (fig. 20). La partie axiale du mésoderme se sépare de ses parties latérales, et donne naissance à un organe impair et médian qui n'est autre que la corde dorsale. Dans l'exoderme, la plaque médullaire se différencie plus complètement et se montre de plus en plus nettement séparée de ses parties latérales.

L'épaississement de la couche profonde de l'exoderme, *dans les limites du champ embryonnaire* (fig. 20), se caractérise maintenant par la concentration des éléments vers la ligne médiane. Les parties latérales de l'épaississement exodermique, qui au stade précédent étaient formées de deux couches de grandes cellules polyédriques ne consistent plus maintenant qu'en une seule rangée de cellules aplaties. A la limite de la plaque médullaire, on peut distinguer encore deux couches de cellules; mais ces cellules sont beaucoup plus petites que celles de la plaque médullaire (fig. 20 Ex, Ex'). La diminution de l'épaisseur de l'exoderme, aux deux côtés du corps, résulte probablement de ce que les cellules de la couche profonde de ce feuillet se portent vers la ligne médiane. Dans le voisinage de l'axe du corps, les cellules s'allongent, mais d'autant moins qu'elles sont plus éloignées du plan médian. Cette concentration des cellules, dont l'apparition de la plaque médullaire est la première manifestation, n'est qu'une préparation à la formation de la gouttière médullaire. Comme précédemment, la plaque médullaire se constitue toujours d'une lamelle superficielle formée de grandes cellules plates et d'une couche profonde de cellules qui ont maintenant une apparence conoïde. Les cellules superficielles ont leur base dirigée vers la surface, leur extrémité effilée tournée vers l'intérieur; les cellules profondes ont une position inverse

et s'enchevêtrent avec les premières. En ce qui concerne la disposition des cellules, la plaque médullaire présente néanmoins une différence importante, comparée à ce qu'elle était au stade précédent. Au stade précédent, en effet, les cellules de toute la plaque médullaire étaient dirigées perpendiculairement à la surface ou, ce qui revient au même, parallèlement à l'axe de la coupe transversale. Au stade que nous considérons actuellement, cette direction n'est conservée que par les cellules qui occupent le milieu de la plaque médullaire; à mesure qu'elles s'approchent du bord de la plaque, ces cellules s'inclinent quelque peu, et, plus elles sont éloignées de la ligne médiane, plus complètement leur direction devient oblique. Les cellules marginales de la plaque tendent donc à se diriger radiairement autour du plan médian de la plaque. Ce changement de direction s'accompagne d'un changement de forme des cellules. En même temps qu'elles s'inclinent, elles s'allongent progressivement et cet allongement se fait similairement pour les cellules des deux rangées; il en résulte que l'enchevêtrement des cellules des deux rangées devient de plus en plus complet. Les extrémités effilées des cellules supérieures finissent par gagner la limite profonde de la plaque médullaire, et les cellules inférieures atteignent progressivement la surface.

Toutes ces modifications se rapportent à la plaque médullaire elle-même, qui se forme aux dépens de la couche profonde de l'exoderme. La couche superficielle, dont les cellules, au stade précédent, étaient fort aplaties, a subi d'intéressantes modifications. Ces cellules s'unissent aux cellules sous-jacentes et tendent à se confondre avec elles; elles contribuent, elles aussi, à la formation du système nerveux. Au stade suivant il n'est plus possible de les distinguer.

Le mésoderme s'est subdivisé en une partie médiane et en deux parties latérales. La portion médiane placée au-dessous de la plaque médullaire de l'exoderme constitue la corde dorsale. Les parties latérales (fig. 20) sont juxtaposées par leur bord interne à la corde dorsale et donnent naissance à plusieurs organes qui, chez tous les Vertébrés, dérivent du mésoderme.

La corde dorsale s'est formée aux dépens de l'épaississement axial du mésoderme, que nous avons signalé, au stade précédent, comme constituant l'ébauche de cet organe.

Elle présente à la coupe transversale non pas une forme circulaire comme aux stades suivants, mais celle d'un carré dont les côtés inférieur et supérieur sont convexes.

Quant aux cellules de la corde dorsale et des parties latérales du mésoderme, leur forme a peu varié depuis le stade précédent; mais leur disposition, dans la corde dorsale surtout, nous présente quelques particularités intéressantes qui prouvent que le mésoderme, dans sa partie axiale, est lui aussi le siège d'une concentration des cellules. Sur une coupe transverse de la corde, on distingue plusieurs cellules centrales entourées de cellules périphériques.

Les cellules centrales sont pentagonales et composent un noyau autour duquel se disposent les cellules périphériques. Ces dernières sont polyédriques, effilées à leur extrémité interne et dirigées vers les cellules centrales, de façon à donner lieu à une figure radiée. Cette image est de nature à faire supposer, comme nous le disions plus haut, que la différenciation de la corde, comme celle de la plaque médullaire, est causée par la concentration des cellules autour d'un axe longitudinal correspondant à la ligne médiane de l'épaississement axial.

L'origine de la corde dorsale a été souvent étudiée dans ces derniers temps. Les résultats de ces recherches ont démontré que le mode de développement de cet organe n'est pas le même pour tous les Vertébrés.

La plupart des zoologistes ont admis une origine mésodermique de la corde dorsale : Götte (*Bombinator* et autres Vertébrés), Balfour (Oiseaux), Kölliker (Oiseaux et Mammifères), Waldeyer (Oiseaux). Balfour fut le premier qui reconnut que la corde dorsale des Plagiostomes se développe aux dépens de l'entoderme (1).

---

(1) Balfour, *A preliminary Account of the development of the Elasmobranch Fishes*. Quart. Journ. of micr. Sc. 1874 october.

Bientôt après, la même origine fut observée par Hensen chez les Mammifères (1). Les observations ultérieures sur les Plagiostomes (A. Schultz), ainsi que celles qui ont eu les Mammifères pour objet (Kölliker), n'ont pas complètement confirmé cette dernière manière de voir. A. Schultz (2) est arrivé à la conclusion que la corde se forme à la suite d'une fusion entre l'exoderme et l'entoderme; Kölliker (3) admet que la corde dorsale des Mammifères est dérivée du mésoderme. Il arriva à cette conclusion après avoir été enclin, au début, à reconnaître l'origine entodermique de cet organe.

Indépendamment de ces deux opinions, on en a formulé une troisième, d'après laquelle la notocorde serait dérivée de l'exoderme. Cette manière de voir a été émise par Mihalkowics (4) (Oiseaux) et par Radvaner (5) (Poissons osseux).

La diversité même de ces manières de voir suffit à établir que la question de l'origine de la corde requiert de longues et minutieuses recherches. Il est difficile d'admettre que la formation de cet organe varie à ce point dans un type d'organisation aussi uniforme que celui des Vertébrés. On ne peut croire que ces contradictions dans les opinions trouvent leur justification dans des différences réelles aussi profondes. Calberla a essayé de rallier les deux premières opinions, en émettant l'hypothèse que la corde se formerait, dans certains cas, avant le dédoublement d'un feuillet primordial qu'il appelle entoderme primitif, en entoderme et mésoderme; dans d'autres cas, après ce dédoublement. Il suppose que la différenciation du mésoderme se fait aux deux côtés de la partie axiale de l'embryon.

La partie axiale de l'entoderme primitif constituerait le lieu

---

(1) Hensen, *Beobachtungen über die Entwickl. des Kaninchens, etc.* Zeitschr. für Anatomie und Entw. Bd. 1, p. 366.

(2) A. Schultz, *Zur Entwickl. des Selachiereis.* Archiv für micr.Anat. Bd. XI, p. 569.

(3) Kölliker, *Entwickelungsgeschichte, etc.*, p. 267, 278.

(4) Mihalkowics, *Wirbelsaite und Hirnanhang*, Arch. für micr. Anatomie Bd. XI.

(5) Radvaner, *Wiener Sitzungsberichte* 1876, april, p. 1.

d'origine de la corde dorsale; celle-ci, de même que les parties latérales du feuillet moyen, se détacherait secondairement de l'entoderme primitif (1). Dans l'opinion de Calberla, la corde dorsale n'aurait donc pour origine ni le mésoderme, ni l'entoderme définitif, mais bien une couche primordiale qui contiendrait à la fois les éléments non encore différenciés de ces deux feuillets embryonnaires (*loc. cit.*, p. 259). A notre avis, l'hypothèse de Calberla est vraie, en ce sens que nous pouvons considérer l'origine entodermique de la corde dorsale comme la continuation du processus de la différenciation du mésoderme d'avec l'entoderme primitif.

D'après les recherches de Balfour chez les Plagiostomes (2), le mésoderme se constitue de deux masses latérales, placées aux deux côtés de la ligne médiane, suivant laquelle l'entoderme est immédiatement accolé à l'exoderme. Plus tard, les cellules de l'entoderme se multiplient dans la partie axiale pour donner naissance à la corde dorsale. La différenciation de la partie axiale du mésoderme, d'une part, de ses parties latérales, de l'autre, ressemble beaucoup à ce qui s'observe chez les Cyclostomes. Si nous admettons l'origine entodermique du mésoderme, nous pouvons considérer la corde dorsale des Plagiostomes comme résultant d'une séparation tardive du mésoderme sur la ligne médiane de l'embryon.

Au stade dont nous nous occupons, les parties latérales du mésoderme s'épaississent considérablement; c'est à elles surtout qu'est due l'augmentation de volume de tout le champ embryonnaire. Leur structure histologique n'a subi aucun changement. On peut en dire autant de l'entoderme, qui ne diffère de ce qu'il était au stade précédent qu'en ce que chacune de ses cellules s'est notablement accrue.

Le fait le plus saillant de tous ceux qui caractérisent le stade

---

(1) Calberla, *Zur Entwickl. des Medullarrohres und der Chorda dorsalis.* Morph. Jahrbuch, Bd. III.

(2) Balfour, *The development of Elasmobranch Fishes,* Journal of Anatomy and Physiology, vol. X, p. 533 and 675.

que nous allons décrire maintenant, c'est l'apparition du sillon médullaire (fig. 21 Rf) au milieu de la plaque médullaire. Il constitue une gouttière peu profonde, qui se distingue à première vue du reste de la surface de l'œuf par une forte pigmentation. Les rapports entre le sillon médullaire et les cellules de la plaque médullaire qui constituent son plancher, aussi bien que la disposition même de ces cellules, montrent clairement que le stade actuel du développement du système nerveux se rattache intimement au stade précédent, qu'il est le résultat d'une concentration de plus en plus marquée des cellules de la plaque médullaire. La plaque médullaire ne se constitue maintenant que d'une seule rangée de cellules, disposées en éventail autour de l'axe du champ embryonnaire occupé par le sillon médullaire. Les cellules médianes de la plaque médullaire sont dirigées perpendiculairement à la surface; les cellules latérales ont une autre direction : elles sont inclinées et convergent vers la ligne médiane. En un mot, nous retrouvons le même arrangement des cellules qu'au stade précédent, avec cette seule différence qu'au lieu d'être formée de deux couches primitives, la plaque médullaire se constitue maintenant d'une seule couche d'éléments allongés, effilés et dirigés radiairement autour du sillon médullaire. Le passage de l'ébauche nerveuse de son état antérieur à sa constitution actuelle est facile à comprendre par les détails que nous avons donnés plus haut.

Après l'apparition du sillon médullaire, on peut distinguer deux parties dans la plaque médullaire : la partie centrale où siège le sillon, et les parties latérales qui diffèrent de la partie centrale en ce qu'elles sont recouvertes par la lamelle enveloppante. Dans la partie centrale, c'est-à-dire au fond du sillon médullaire, on ne trouve point de lamelle enveloppante. Les bases des cellules qui forment le plancher de la gouttière sont fortement pigmentées. Ce pigment provient des cellules supérieures de l'exoderme qui, comme nous l'avons déjà dit, se confondent avec les cellules de la plaque médullaire.

Nous l'avons dit, la formation du sillon médullaire est le résultat des modifications que subit la partie axiale du champ

embryonnaire, et avant tout, de la croissance plus rapide des cellules latérales ; cette circonstance entraîne cette conséquence, que les cellules de la portion médiane de la plaque médullaire sont beaucoup plus courtes que les cellules latérales, ou, si l'on veut, que la partie médiane est plus mince que les parties latérales.

La fusion des cellules de la lamelle ectodermique superficielle avec les éléments sous-jacents dans les limites du sillon médullaire contribue à la formation de ce dernier. A l'appui de cette manière de voir, nous pouvons citer les faits suivants : 1° la profondeur du sillon correspond parfaitement à l'épaisseur de la lamelle de recouvrement; 2° des cellules de cette lamelle qui, aux stades précédents, étaient placées là où se trouve maintenant le sillon médullaire, il ne reste d'autre indice que le pigment accumulé au fond du sillon, tandis que les cellules elles-mêmes ont disparu.

Le développement ultérieur du système nerveux consiste dans l'accroissement progressif des parties latérales, qui correspondent aux plaques médullaires des autres Vertébrés. Chez d'autres Vertébrés, ces plaques se soulèvent peu à peu, leurs bords s'incurvent l'un vers l'autre, se rapprochent, et à la fin, après s'être fusionnés, délimitent le canal central de la moelle. Chez le Sterlet, les plaques médullaires se recourbent aussi l'une vers l'autre, mais elles ne se soulèvent pas au préalable; c'est pourquoi le sillon médullaire du Sterlet ne s'approfondit pas comme celui de plusieurs autres Vertébrés; mais par contre il s'élargit.

La figure 22 nous représente une coupe transversale de la portion dorsale de l'embryon, peu avant l'occlusion du sillon médullaire. Les parties latérales de la plaque médullaire sont incurvées l'une vers l'autre, de sorte qu'entre les lèvres de la gouttière il ne reste plus qu'une fente insignifiante constituant un dernier indice du sillon médullaire primitif. Entre les parties recourbées de la plaque médullaire et sa portion médiane, on constate l'existence d'une cavité étroite, ayant l'apparence d'une fente; elle constitue le rudiment de la future cavité de la moelle. Quant à la disposition des cellules dans l'ébauche de la moelle,

elle a conservé le même caractère que précédemment. Les cellules sont disposées radiairement; elles atteignent leurs plus grandes dimensions dans les parties latérales de la moelle, où elles sont un peu inclinées relativement à l'axe du sillon, tandis que la partie médiane de l'organe se constitue de cellules plus petites et disposées plus ou moins perpendiculairement.

Le stade suivant du développement nous montre le sillon médullaire déjà fermé. Comme le processus de l'occlusion du sillon ne présente aucune particularité propre au Sterlet, je crois inutile de m'y arrêter. Je me bornerai à faire remarquer qu'au moment de l'occlusion, les bords de l'ébauche médullaire se constituent non pas seulement de la couche exodermique profonde, mais aussi de la lamelle de recouvrement. La figure 23 montre très bien l'endroit même où la fusion des deux plaques médullaires a eu lieu. En cet endroit, deux cellules de l'exoderme, un peu plus grandes que les autres cellules de cette couche, sont disposées de manière que quatre cellules triangulaires engagées entre elles viennent boucher l'entrée du canal central de la moelle. Le reste des cellules qui délimitent le canal central de la moelle se disposent en une couche unique dirigée radiairement autour de la cavité de ce canal. La disposition et la forme de ces cellules médullaires correspondent complètement à la disposition et à la forme des cellules de la plaque médullaire, au moment de l'apparition du sillon primitif.

Pendant les deux derniers stades du développement du canal central de la moelle, il s'est produit d'importantes modifications dans le mésoderme; ce feuillet s'est divisé en plusieurs organes qui sont : les vertèbres primordiales, les lames latérales et les canaux excréteurs primitifs. A l'extérieur, ces modifications deviennent apparentes grâce aux canaux excréteurs (fig. 18, 25, Wg.) qui séparent les parties latérales du champ embryonnaire en plaques latérales et en plaques vertébrales. Les premiers indices des canaux de Wolff se montrent, en même temps que les plaques médullaires s'incurvent pour donner naissance au tube médullaire (fig. 22). A une certaine distance du bord de la plaque médullaire, on aperçoit dans la masse du mésoderme un groupe

de cellules séparées par une fente étroite du reste du mésoderme. Au stade dont nous parlons, ces groupes de cellules ont une forme quadrilatère, et dans la profondeur, ce groupe de cellules se continue avec les autres cellules du mésoderme (fig. 22 Mg). Sous chacune des ébauches du canal excréteur, on ne distingue qu'une seule rangée de cellules pour rattacher l'une à l'autre les deux autres parties du mésoderme, qui se séparent par le fait même de l'apparition des canaux de Wolff, à savoir : les plaques vertébrales (fig. 22 Sgp) et les lames latérales (fig. 22 Sp).

Au stade suivant du développement (fig. 23), toute la masse du mésoderme est considérablement épaissie et la forme des rudiments des canaux excréteurs primitifs s'est modifiée. Leur ébauche adjacente à l'exoderme a pris, à la coupe, une forme ovalaire; elle se compose d'un petit nombre de cellules. La différence qu'ils présentent avec le stade précédent est importante. Elle ne porte pas seulement sur leur forme, mais aussi et surtout sur cette particularité que les canaux de Wolff se sont complètement détachés du mésoderme, et qu'ils apparaissent sous la forme de corps solides, entièrement séparés des deux feuillets embryonnaires entre lesquels ils se trouvent placés.

II. — *Développement de l'embryon après l'occlusion du sillon médullaire.*

Après l'occlusion du sillon médullaire, on peut distinguer dans le champ embryonnaire la partie céphalique et le tronc. La délimitation entre ces deux parties correspond aux extrémités antérieures des corps de Wolff; ces extrémités, un peu recourbées en dedans, sont adjacentes à la première paire de segments (somites).

Grâce à la transparence du champ embryonnaire, on peut observer, à sa surface, différentes modifications survenues dans la forme des organes. Parmi ces modifications visibles extérieurement, celles qui intéressent le tronc sont extrêmement sim-

ples, et consistent en une augmentation graduelle, en arrière, du nombre des segments primitifs.

Nous avons laissé l'embryon à un stade de développement où les lames protovertébrales de la partie antérieure ne présentent que cinq segments ou somites. A la partie postérieure, les lames protovertébrales, non encore partagées en segments primitifs et placées aux deux côtés de la moelle, s'élargissent en arrière en s'incurvant autour du bouchon de Ecker et du blastopore (fig. 25 Ursp). Des deux côtés, les lames protovertébrales sont longées par les canaux de Wolff (Wg) situés dans la direction de ces lames. De même que ces dernières, ces canaux s'incurvent pour entourer le bouchon de Ecker et se rejoindre en arrière du blastopore.

Quelquefois, à ce stade, le blastopore est encore largement ouvert et le bouchon vitellin situé à l'extérieur. Un peu plus tard, le blastopore se rétrécit et le bouchon vitellin pénètre à l'intérieur de l'œuf. Au stade qui nous occupe, nous trouvons déjà sept paires de segments primitifs, perpendiculaires à l'axe longitudinal de l'embryon. Ensuite cette disposition se modifie quelque peu : les segments antérieurs conservent leur position perpendiculaire, tandis que les postérieurs, à mesure qu'ils approchent du blastopore, affectent une position inclinée relativement à l'axe longitudinal. Pendant un certain temps, c'est-à-dire jusqu'à la formation de la queue et l'occlusion du blastopore, cette position persiste (fig. 26). Plus tard, les segments postérieurs qui forment la queue reprennent leur position primitive par rapport à l'axe longitudinal de l'embryon.

En même temps que le nombre des segments augmente, le tronc s'épaissit. Déjà au stade représenté figure 27, le dos se soulève un peu sur la surface de l'œuf. Au stade suivant, la croissance de la partie dorsale augmente progressivement, et, comme tout le corps de l'embryon s'applique immédiatement contre la membrane vitelline sans laisser d'espace vide entre cette membrane et l'embryon, la région dorsale embryonnaire, ensuite de son accroissement ultérieur, s'incline un peu du côté droit. Nous pouvons expliquer ainsi l'asymétrie que présentent

les coupes qui correspondent aux derniers stades du développement.

Bientôt après l'occlusion du sillon médullaire et le retrait du bouchon vitellin, le blastopore se ferme et, à la place qu'il occupait, nous trouvons une accumulation de pigment; comme nous le verrons plus tard, ce pigment siège à la partie postérieure de la cavité digestive, juste à l'endroit où celle-ci se continue avec le canal central de la moelle. A ce même stade du développement, le rudiment caudal devient visible. La partie postérieure de l'embryon s'arrondit et revêt la forme d'un petit tubercule peu élevé, mais assez large, faisant saillie sur le reste de la surface ovulaire. Dans la suite, ce tubercule s'accroît vers la partie ventrale, prend une forme cylindrique et se transforme en queue. Vers la fin du développement embryonnaire, l'extrémité caudale atteint l'extrémité antérieure du corps, et se place à côté de la tête. Au moment de l'éclosion, la queue de l'embryon est animée d'un mouvement continu.

Les modifications extérieures de l'extrémité céphalique sont beaucoup plus compliquées que celles du tronc. Après l'occlusion du sillon médullaire, on peut distinguer deux vésicules cérébrales, dont l'une, postérieure, est large et pyriforme, tandis que l'antérieure se présente sous l'aspect d'une saillie assez étroite. Plus tard, la vésicule antérieure se sépare en deux vésicules qui donnent naissance à différentes parties du cerveau.

Une couche mésodermique assez mince est située de chaque côté de la base du cerveau; c'est pourquoi les contours de l'extrémité céphalique sont encore indistincts latéralement. A un stade plus avancé du développement, quand le mésoderme s'épaissit (fig. 26 A), la tête apparaît sous forme d'une plaque ronde, au milieu de laquelle est placé le cerveau. Elle s'élève un peu au-dessus de la surface de l'œuf, et est limitée en avant par un petit sillon arrondi qui constitue la premiere ébauche de l'invagination buccale. Sur la partie postérieure de la plaque céphalique, de chaque côté de la vésicule cérébrale postérieure, on aperçoit deux dépressions; ce sont les rudiments de l'organe de l'ouïe, ou invaginations des otocystes.

Au stade suivant, la plaque céphalique grandit. On peut y distinguer deux parties : la partie centrale, entourant le cerveau (fig. 27 Kppl), et la partie périphérique, qui entoure la partie centrale (fig. 27, Schlp). A ce stade, on aperçoit sur la partie périphérique qui supporte les otocystes, deux petites lignes foncées, parallèles à son bord externe; ce sont les ébauches des fentes branchiales. Elles divisent la partie postérieure de la portion périphérique de la plaque céphalique en trois plaques disposées concentriquement (fig. 27 Kb′, Kb″ et Kb″″), qui constituent les rudiments des arcs branchiaux. Kowalewsky, Owsjannikoff et Wagner, décrivant à peu près le même stade de développement, affirment que l'extrémité céphalique de l'embryon est composée de cinq cercles concentriques, le cercle le plus interne étant formé par l'extrémité antérieure élargie de la moelle épinière (*loc. cit.*, p. 180). Je regrette de ne pouvoir confirmer l'observation de ces savants; je n'ai pu trouver non plus les deux enfoncements qui, d'après eux, seraient situés dans la partie postérieure du second cercle de la plaque céphalique (*loc. cit.*, p. 181). Nulle part, je n'ai vu des lignes concentriques continues, partageant en cercles la partie antérieure de la plaque céphalique. Quant aux dépressions décrites par Kowalewsky, Owsjannikoff et Wagner, comme étant placées dans le second cercle céphalique, et que je n'ai pu découvrir sur la tête de l'embryon examinée à la surface, je pense, eu égard à leur siège, qu'elles représentent des cavités apparaissant à peu près à cette époque dans le mésoderme céphalique et que ces auteurs ont vues par transparence. Ces cavités correspondent aux cavités céphaliques décrites par Balfour chez les Plagiostomes et rappellent, par leur forme, les dépressions susdites.

Pour terminer ce que j'ai à dire touchant ce stade de développement, je dois encore mentionner une petite plaque en forme d'arc, placée au devant de la tête. On peut l'appeler *processus facial* (fig. 27, Stf); elle subit en effet les mêmes modifications et affecte la même forme que le processus facial des Amphibiens.

Le bord antérieur de la tête, légèrement saillant, est séparé

de la face ventrale de l'embryon par un petit sillon peu profond, le rudiment de l'invagination buccale. Au stade que nous décrivons, on aperçoit, au devant de ce sillon, une cavité elliptique assez vaste, dans laquelle apparaît bientôt le cœur; c'est pourquoi je l'appelle cavité péricardique. L'extrémité antérieure du cœur, qui a la forme d'un canal, se continue avec le bord supérieur de cette cavité. L'extrémité antérieure du cœur est bifurquée; les deux branches issues de cette bifurcation se transforment en veines vitellines. Sur les parois latérales des coupes de l'embryon, on peut observer le commencement de la formation des vaisseaux; ainsi, sur différents points de ces parois latérales, apparaissent des groupes de cellules de forme variée et présentant des cavités.

Dans tout le cours des stades ultérieurs du développement, la tête de l'embryon se soulève de plus en plus sur la surface du champ embryonnaire (fig. 28). Elle perd sa forme ronde, parce que les bords antérieurs des arcs branchiaux supérieurs dépassent les arcs antérieurs. Le premier arc branchial émet vers le haut des prolongements qui croissent dans la direction du processus facial, et limitent supérieurement les parties latérales de l'invagination buccale. Ces prolongements ou bourgeons constituent l'ébauche des maxillaires supérieurs.

Dans le dernier stade du développement, a lieu la formation des organes de l'odorat et de la vue. L'organe olfactif apparaît sous forme d'invaginations de l'exoderme situées de chaque côté de la vésicule cérébrale antérieure. Les yeux sont d'abord représentés par deux évaginations creuses, en cul-de-sac, de la vésicule cérébrale antérieure. Dès l'apparition de ces vessies oculaires primitives, on peut distinguer trois vésicules cérébrales, l'antérieure, la moyenne et la postérieure. A ce stade, la vésicule cérébrale moyenne est très peu large comparativement à l'antérieure.

Vers la fin du développement embryonnaire, le cœur commence à se contracter; ses contractions sont d'abord très lentes, puis elles deviennent de plus en plus fréquentes. Simultanément aux contractions cardiaques, apparaissent les veines avec leurs

ramifications. Les veines vitellines, dont il a été question à propos du précédent stade, se montrent maintenant sous forme de troncs assez larges, bifurqués à leurs extrémités. Aussitôt après la première contraction, le cœur s'incurve et affecte la forme caractéristique d'un S.

Nous terminons ici l'examen des modifications externes de l'embryon pour passer à l'étude du développement des organes internes; nous croyons plus opportun de considérer, en même temps que le développement de ces organes, les modifications des feuillets embryonnaires qui contribuent à leur formation.

I. — L'exoderme et ses dérivés.

L'exoderme comprend deux couches et enveloppe de toute part le corps de l'embryon. Sa couche supérieure est formée de cellules aplaties et fortement pigmentées ; à mesure du développement embryonnaire, la quantité de pigment diminue. Dans tout le cours du développement, la couche supérieure de l'exoderme varie d'ailleurs très peu; les cellules conservent toujours leur caractère primitif. La couche inférieure subit des modifications beaucoup plus importantes. C'est elle qui contribue principalement à la formation des organes des sens; ainsi elle donne naissance à l'organe de l'ouïe, au cristallin, etc., au développement desquels la couche supérieure ne prend aucune part; celle-ci n'intervient, en même temps que la couche inférieure, que dans la formation des fossettes olfactives.

La couche inférieure de l'exoderme consiste en cellules plus hautes que celles de la couche supérieure, transparentes, et à noyau transparent. Sur toute la région ventrale de l'embryon, la couche exodermique interne est assez uniforme; dans la région dorsale, elle présente des épaississements qui ont un caractère provisoire et disparaissent bientôt. De pareils épaississements, sous forme de bourrelets symétriques, existent dans la région céphalique au-dessus des vessies oculaires. Ils naissent sur l'extrémité antérieure de la tête, à l'endroit où apparaissent plus

tard les fossettes olfactives, et s'étendent jusqu'à l'extrémité postérieure des vessies oculaires. Ces bourrelets présentent leur maximum d'épaisseur à l'extrémité antérieure céphalique; plus en arrière, ils s'amincissent peu à peu.

Dans la région ventrale, en dessous de l'extrémité antérieure de la tête, l'exoderme s'invagine. Cette invagination constitue le rudiment de la bouche et de la cavité buccale. A ce niveau, la couche exodermique supérieure s'épaissit considérablement, ses cellules deviennent cylindriques et s'allongent à mesure qu'elles sont plus éloignées de l'invagination. En même temps que l'invagination buccale, a lieu l'évagination de la partie antérieure de la cavité digestive, qui se dirige en avant sous forme de cul-de-sac et constitue l'ébauche de la cavité pharyngienne (fig, 38, Schth). La paroi supérieure de l'invagination buccale s'épaissit notablement en arrière et prolifère, sous forme d'un tubercule compacte, dans la direction du cerveau. Je regrette de n'avoir pu observer en détail les modifications graduelles de ce tubercule; mais je tiens pour probable, eu égard à sa position par rapport au système nerveux, que c'est le rudiment de l'hypophyse.

Développement du système nerveux central.

Après l'occlusion du sillon médullaire, le système nerveux central consiste en un canal dilaté à l'extrémité antérieure, rétréci en arrière, et dont l'extrémité postérieure passe directement dans la cavité digestive primitive (fig. 32). La dilatation antérieure constitue l'ébauche du cerveau qui, comme nous l'avons déjà vu, se divise de bonne heure en vésicules cérébrales primitives. Cette dilatation antérieure apparaît bien avant l'occlusion du sillon médullaire, de sorte que, chez le Sterlet comme chez tant d'autres Vertébrés, l'ébauche du système nerveux est partagée en cerveau et en moelle, avant même l'occlusion du sillon médullaire.

Les modifications qu'éprouve la moelle, dans le cours du développement embryonnaire, sont très simples. Ce sont princi-

palement des modifications histologiques des parois du canal médullaire, modifications qui aboutissent, vers la fin du développement embryonnaire, à la différenciation, dans ces parois, des couches périphérique et centrale. La première constitue l'ébauche de la substance blanche, la seconde correspond à la substance grise future. Ces deux substances sont encore dans un état très primitif chez un poisson nouvellement éclos, et n'acquièrent leur développement complet que longtemps après l'éclosion.

Nous avons déjà vu antérieurement que la moelle consiste en cellules cylindriques affectant une disposition rayonnante autour du canal central. Les cellules qui délimitent les parties inférieure et supérieure du canal sont beaucoup plus petites que les cellules des parois latérales; il en résulte que ces parois sont plus épaisses que les parois supérieure et inférieure. La moelle reste longtemps dans cet état, ne subissant presque aucune modification; ses cellules se multiplient, mais conservent leur forme cylindrique et leur disposition rayonnante par rapport au canal central; elles se divisent suivant la longueur, ce qui fait que les parois médullaires s'épaississent très peu. C'est seulement vers la fin du développement embryonnaire qu'on constate, dans la moelle, d'importantes modifications. Elles consistent tout d'abord en ce que les cellules se divisent obliquement de manière que, dans les parois latérales ces cellules se disposent en deux couches (fig. 29); de là résulte aussi un épaississement notable des parois médullaires, tandis que le canal central se rétrécit et revêt, sur les coupes transverses faites au niveau du tronc, l'aspect d'une fente verticale. Bientôt après, on peut distinguer dans les parois médullaires, deux couches : une interne, première ébauche de la substance grise de la moelle, et une externe représentant la substance blanche future. Toutes deux résultent d'une modification du protoplasma des cellules mêmes. On peut s'en convaincre en étudiant des coupes colorées par le picrocarmin qui, mieux que les autres matières colorantes, fait ressortir cette modification du protoplasma. L'ébauche de la substance grise, formée par la plus grande partie des cellules, se colore en rouge; celle de la substance blanche, qui apparaît vers la fin du dévelop-

pement embryonnaire sous forme d'une mince couche périphérique, est colorée en jaune par l'acide picrique. Sur des coupes transversales bien réussies et correspondant aux derniers stades du développement, on peut parfaitement constater que la différenciation de la substance blanche résulte d'une modification du protoplasme des cellules périphériques. La figure 31 représente une de ces coupes de la moelle appartenant à un embryon prêt à éclore. Quelques cellules se sont détachées de leurs congénères et montrent très distinctement les modifications dont il s'agit. On voit, en effet, que les cellules placées sur les bords de l'endroit déchiré consistent en deux parties : une partie claire tournée vers la périphérie, et une partie foncée tournée vers le centre; cette dernière, colorée en rouge, contient un noyau et présente un protoplasme non modifié; dans la partie claire, colorée en jaune, le protoplasme est déjà notablement modifié, comme le prouve sa manière d'être en présence du picrocarmin. Sur ces coupes, le protoplasme est grossièrement granulé. Dans les stades plus avancés après l'éclosion, cette partie de la moelle consiste, comme c'est le cas pour la neuroglie en général, en une multitude de toutes petites fibres entrelacées.

Les premières phases de la différenciation des substances blanche et grise de la moelle ont été peu étudiées jusqu'à présent chez les Vertébrés, moins encore chez les Invertébrés; toutefois l'embryogénie pourra seule résoudre la question de savoir quels sont, dans la moelle, les éléments nerveux et ceux de nature conjonctive. Dans ces derniers temps, les recherches de Boll et Eichhorst ont contribué à élucider quelque peu le processus de la formation des éléments nerveux et des éléments conjonctifs; mais il n'est fait mention, dans aucune de ces recherches, des phases qui correspondent à la première apparition de la substance fondamentale ou neuroglie, formée aux dépens des cellules mêmes. Les seules observations relatives à ce point appartiennent à Goette (1) qui observa, chez le *Bombinator*, des modifications

(1) Goette, *Entwikl. der Unke*, p. 276.

des cellules médullaires, semblables à celles que nous avons vues chez le Sterlet. Selon Goette, les cellules périphériques de la moelle se modifient aussi très tôt. La partie externe des cellules se transforme en une substance transparente, grâce à la dissolution des granules vitellins, tandis que la partie interne ou centrale conserve son aspect primitif. Dans la suite, les parties externes des cellules se fusionnent, et forment une couche périphérique commune qui, sans aucun doute, correspond entièrement à la couche périphérique de la moelle du Sterlet.

En comparant ces modifications de la moelle des Vertébrés à celle de la moelle des animaux invertébrés, je crois qu'on peut trouver beaucoup de points de ressemblance, notamment en ce qui concerne la formation de la *Punctsubstanz* des Vers et des Arthropodes. La *Punctsubstanz* se rapproche beaucoup, par sa structure histologique, de la névroglie des Vertébrés ; comme cette dernière, elle apparaît à la suite des modifications que subit le système nerveux rudimentaire ; elle se présente aussi sous forme d'une masse transparente résultant d'une accumulation de menus filaments, entourée de cellules nerveuses. La seule différence, sous ce rapport, entre les Vertébrés et les Arthropodes, c'est que, chez le premiers, la formation de cette masse a lieu à la surface du rudiment nerveux, tandis que, chez les derniers, elle s'accumule à l'intérieur de ce même rudiment.

Cerveau. — En parlant des modifications embryonnaires externes, nous avons déjà signalé les modifications du cerveau visibles sur l'embryon intact. Nous avons vu que cet organe ne comprend d'abord que deux vésicules, une antérieure et une postérieure, et que c'est seulement lors de la formation des vésicules oculaires qu'apparaît une troisième vésicule, centrale, placée entre les deux premières.

En avant et en bas, le cerveau est enveloppé par une masse mésodermique qui constitue des plaques céphaliques ; supérieurement le cerveau n'est recouvert que par l'exoderme, car, des deux côtés, les plaques céphaliques n'atteignent que les bords de la paroi cérébrale supérieure. Les diverses modifications que

subit l'ébauche du cerveau ne restent pas sans influence sur la masse environnante des plaques céphaliques et en déterminent la forme.

Le rudiment cérébral, qui n'est qu'une continuation immédiate de la moelle, présente une structure très analogue à celle de cette dernière. Dans toute l'étendue du cerveau, les parois latérales sont beaucoup plus épaisses que les parois supérieure et inférieure (fig. 34). Cette différence d'épaisseur est surtout manifeste pour la vésicule cérébrale postérieure, la plus proche de la moelle et qui, par conséquent, lui ressemble le plus par sa structure. Les parois latérales de la vésicule cérébrale postérieure sont donc très épaisses; la paroi supérieure ne consiste qu'en une seule couche de cellules assez aplaties; la paroi inférieure, quoique plus épaisse que la supérieure, est toujours plus mince que les parois latérales. Dans les vésicules cérébrales antérieure et moyenne, le rapport des parois est quelque peu modifié. Ainsi, à la hauteur des vessies oculaires, la paroi cérébrale supérieure semble épaissie par suite de l'extension des épaississements latéraux. La même chose s'observe, au moins dans les premiers stades du développement, pour la partie cérébrale antérieure : la paroi supérieure consiste en deux moitiés épaissies qui se rejoignent exactement sur la ligne médiane.

On a déjà vu que la formation des vésicules cérébrales a lieu graduellement. Même dans le premier temps qui suit l'apparition des vessies oculaires, les vésicules cérébrales sont séparées du côté ventral seulement, tandis que, du côte dorsal, elles présentent encore une surface complètement unie. A ce stade, le cerveau a la forme d'un canal terminé en cul-de-sac, et replié en plusieurs points de sa face ventrale. Le repli postérieur, dirigé en avant, représente le bord antérieur du cerveau postérieur. Il se différencie plus tôt que les autres parties cérébrales, et n'est séparé du cerveau moyen que par une excroissance des plaques céphaliques constituant le pilier moyen du crâne (Rathke). Au devant de ce pilier, sont placés les cerveaux moyen et antérieur qui, sur les coupes longitudinales, sont encore unis. Les parois supérieure et inférieure de ces vésicules paraissent épaisses, au moins dans leur partie antérieure.

Les modifications ultérieures du cerveau sont représentées sur la coupe longitudinale, figure 38, qui correspond au plan sagittal médian céphalique. On y remarque d'importants changements, parmi lesquels surtout la séparation complète du cerveau postérieur. La paroi cérébrale supérieure présente une invagination sous forme de repli, placée juste en face de la vésicule cérébrale postérieure. Ce repli divise la surface du cerveau en deux parties dont la postérieure constitue la paroi du cerveau postérieur. Le repli de la paroi supérieure est quelque peu épaissi. Cet épaississement, ou plutôt la partie postérieure du repli, forme l'ébauche du cervelet qui pourtant se développe beaucoup plus tard. Dans les cerveaux antérieur et moyen, on distingue aussi des modifications. La partie postérieure du cerveau moyen croît en arrière sous forme d'un tubercule creux. Ce tubercule, qui limite la partie antérieure du pilier moyen du crâne, s'aperçoit déjà dans le stade précédent. Il constitue l'ébauche de l'infundibulum (fig. 38). Dans le stade que nous décrivons, les parois des vésicules moyenne et antérieure sont beaucoup plus minces qu'au précédent stade, comme le démontre la coupe représentée figure 38. Sur les côtés, les parois deviennent un peu plus épaisses.

Les modifications ultérieures du cerveau seront examinées à propos de l'étude spéciale du système nerveux; les processus les plus importants touchant la différenciation de ses parties s'observent dans la période de développement post-embryonnaire.

Les modifications histologiques du cerveau durant la période embryonnaire ne diffèrent en rien de celles de la moelle; je crois donc inutile de m'y arrêter. Quant aux principales particularités qu'on observe dans la période post-embryonnaire, elles seront examinées plus tard.

Je ne puis terminer ce chapitre sans dire quelques mots du rapport qui existe entre le développement du système nerveux central des Vertébrés et celui des Articulés (Vers et Arthropodes). La question de l'homologie du système nerveux des Vertébrés et de celui des Articulés n'est pas neuve, mais son étude est de date récente; c'est dans ces dernières années seulement que,

placée sur un terrain plus scientifique, elle a été examinée au point de vue anatomique et embryogénique. Les recherches et les généralisations de Kowalewsky (Vers et Arthropodes), Whitman (Clepsine), Dohrn, Kleinenberg (Lombric) et autres ont fourni des faits qui permettent d'établir l'homologie entre le système nerveux des Articulés (Vers et Arthropodes) et celui des Vertébrés.

Ces faits peuvent se grouper comme suit : 1° Le système nerveux central de tous les Vertébrés se développe sous forme de deux épaississements de l'exoderme (plaques ou bourrelets médullaires), parallèles à l'axe longitudinal du corps; celui de tous les Articulés a une origine semblable; 2° chez les Vertébrés, ces deux bourrelets sont généralement séparés par un sillon (sillon médullaire); chez les Vers et les Arthropodes, ils sont aussi quelquefois séparés par un sillon qui, chez quelques espèces, est bien prononcé et en tout semblable à celui des Vertébrés (par exemple chez *Echiurus*); 3° la formation des plaques médullaires débute à la partie postérieure de l'embryon, au bord du blastopore, et se continue, à partir de ce point, vers l'extrémité embryonnaire antérieure. Le système nerveux des Vers a absolument la même origine stomatogène, pour nous servir de l'expression de Rauber. Ainsi, par son origine, son rapport avec les organes essentiels de l'embryon, sa forme primordiale, le système nerveux central des Vertébrés présente une grande ressemblance avec celui des Vers et des Arthropodes. Les différences entre le système central des Vertébrés et celui des Articulés consistent : 1° dans la différence de position : c'est une position dorsale pour le système nerveux central des Vertébrés, une position ventrale pour celui des Articulés; 2° dans l'occlusion du sillon médullaire des Vertébrés, occlusion qu'on n'observe point chez les Articulés. En ce qui concerne le premier point, je ferai remarquer que la position ventrale ou dorsale du système nerveux est déterminée par la position du corps par rapport aux organes locomoteurs, par la position de la bouche par rapport aux différents organes, etc. Tous ces caractères anatomiques sont plus ou moins variables, et ont une moindre importance morphologique

que les caractères fournis par le développement du système nerveux central et sa corrélation avec les autres organes dans le cours du développement. Dans aucun type animal, les Articulés exceptés, le système nerveux central ne présente les mêmes rapports avec le blastopore, l'ébauche n'est formée de deux moitiés symétriques, nulle part on n'observe l'accroissement d'arrière en avant, que nous constatons chez les Vers et les Vertébrés; ces caractères, en tant que primitifs et originels, sont beaucoup plus essentiels pour la comparaison des Vers et des Vertébrés que les différences qu'on observe plus tard dans la position du système nerveux de ces deux types. Cette dernière peut être considérée comme un résultat d'adaptation, c'est-à-dire comme une modification secondaire et tardive de l'organe. Quant à la seconde différence, savoir l'occlusion du sillon médullaire chez les Vertébrés et l'absence d'une pareille occlusion chez les Vers, elle est simplement le résultat de modifications ultérieures, et ne diminue en rien la signification de la ressemblance qui existe entre la première ébauche du système nerveux des Vertébrés et celle de ce même système chez les Articulés.

Du moment où nous acceptons que les faits embryogéniques confirment de plus en plus l'homologie qui existe entre le système nerveux central des Vertébrés et celui des Articulés, nous devons indiquer quelles sont, dans les deux groupes, les parties qui se correspondent. La plupart des morphologistes, principalement Dohrn (1) et Hatschec (2), admettent une homologie complète entre toutes les parties du système nerveux des Vertébrés et celles des Articulés. D'après eux, la moelle des Vertébrés correspond parfaitement à la chaîne ganglionnaire ventrale des Articulés, et le cerveau des animaux de ce groupe provient de la fusion des ganglions sus-œsophagiens avec les ganglions sous-œsophagiens.

Une telle comparaison me semble en contradiction avec les

---

(1) A. Dohrn, *Princip des Functionswechsel.*

(2) Hatschec, *Studien über Entwickl. der Anneliden* (Arbeiten aus dem Zool. Institut der Univers. Wien, Bd. I. Heft. 3, 1878).

faits embryologiques. En effet, si nous considérons le développement du système nerveux des Articulés, nous voyons que, chez les Vers et les Arthropodes, aucun lien n'existe entre l'ébauche du ganglion sus-œsophagien et celle de la chaîne ganglionnaire ventrale. La dernière a pour origine un épaississement ventral de l'exoderme, tandis que le premier naît aux dépens de la plaque sincipitale. Ce mode de développement est admis par tous les observateurs, parmi lesquels Kowalewsky (Vers et Arthropodes), Mecznikow (Insectes et Scorpions), Hatschec (Annélides), Goette (Annélides). Je puis confirmer ces faits par mes propres recherches sur plusieurs espèces d'Annélides (*Terebella, Spio*, *Aricia*, *Psygmobranchus*, *Pileolaria*, *Phyllodoce*, *Polynoe* et autres). Chez les Vertébrés, comme on le sait, il n'existe point de plaque sincipitale; ici le cerveau et la moelle ont une origine commune. Le cerveau des Vertébrés n'est, au début, qu'une dilatation de l'extrémité antérieure de la moelle. L'embryogénie des Vertébrés ne fournit aucun exemple de fusion de plaque sincipitale avec la moelle; cette fusion, que je sache, ne se justifie pas davantage par des faits anatomiques. Il en résulte que, jusqu'à présent, nous ne sommes pas en possession de faits qui prouvent l'homologie entre le cerveau des Vertébrés et les ganglions susœsophagiens des Articulés. Au contraire, tous les faits connus s'opposent à ce rapprochement et montrent que le cerveau des Vertébrés est, par rapport au système nerveux des Articulés, une formation nouvelle et exclusivement propre aux Vertébrés. Elle consiste simplement en un allongement et une dilatation de l'ébauche déjà existante du système nerveux, c'est-à-dire de la moelle, qui est l'analogue de la chaîne ganglionnaire ventrale des Articulés.

Les organes du sens.

Pendant la période embryonnaire, on voit apparaître les organes de l'odorat, de l'ouïe et de la vue. Tous ces organes, notamment les deux premiers, n'atteignent alors qu'un faible développement, et n'existent, pour ainsi dire, qu'à l'état d'ébauche chez la larve éclose.

L'*organe de l'odorat* fait son apparition peu de temps avant le début de la contraction du cœur, sous forme de deux fossettes situées des deux côtés de la partie antérieure du cerveau. De même que les fossettes acoustiques, les fossettes olfactives résultent d'une invagination de l'exoderme, avec cette différence que les deux couches de l'exoderme contribuent à leur formation, tandis que la couche inférieure de ce feuillet est seule active dans la production des fossettes auditives (otocystes). Dans le fond des fossettes, les cellules exodermiques s'allongent et revêtent l'aspect d'un épithélium cylindrique. L'organe de l'odorat conserve cette forme jusqu'au moment de l'éclosion, et n'acquiert son développement complet que beaucoup plus tard.

L'organe de l'ouïe, qui apparaît assez tôt, est représenté par les otocystes, situés de chaque côté de la moelle allongée, et résultant d'une invagination de la couche inférieure de l'exoderme. Il est probable que cette couche s'épaissit préalablement, car, après la formation des fossettes auditives, nous la trouvons plus épaisse autour de l'orifice de ces dernières. Déjà avant sa transformation en otocyste, la fossette auditive est pyriforme. Ses parois formées de cellules cylindriques sont épaisses dans le fond de la dépression, et sa cavité a la forme d'une fente triangulaire.

Au stade suivant, la fossette auditive s'étend en arrière, et les bords de son orifice se rapprochent peu à peu, tandis que sa cavité s'agrandit. Cet agrandissement de la cavité marche parallèlement à l'amincissement des parois de la fossette. Vers la fin du développement, l'organe de l'ouïe a la forme d'une vésicule ovalaire, à parois assez minces formées de cellules cylindriques. Sous cet aspect, il représente l'ébauche du labyrinthe, aux dépens duquel se développeront dans la suite, les *recessus labyrinthi*, les canaux semi-circulaires et le canal cochléaire, toutes parties qui n'atteignent leur développement complet que pendant la période post-embryonnaire.

Les *yeux* aussi apparaissent de bonne heure sous forme de vessies oculaires qui, nous l'avons déjà dit, marquent la limite entre les vésicules cérébrales antérieure et moyenne. Les vessies oculaires primitives consistent en des évaginations en cul-de-sac

du cerveau; leur cavité est très étroite, et elles sont dirigées vers la surface dorsale de l'extrémité céphalique. Elles sont limitées en bas par les plaques céphaliques, en haut par des épaississements provisoires de l'exoderme. Ces parties exodermiques épaissies sont fortement appliquées contre la paroi supérieure des vessies oculaires, et leur présence est probablement cause de la direction de ces vessies vers le haut. Par leur forme et par la dimension insignifiante de leur cavité, les vessies oculaires primitives du Sterlet se rapprochent surtout de celles des Amphibiens, du Triton, par exemple (Kessler, *Zur Entwickl. des Auges der Wirbelthiere*, Tab. IV, fig. 53). Toutefois, chez les Amphibiens, leur position, au stade correspondant, est horizontale; c'est là précisément une preuve que la direction des vessies oculaires du Sterlet résulte de la pression exercée par les épaississements provisoires de l'exoderme, épaississements qui n'existent pas chez le Triton.

Les vessies oculaires primitives présentent la même structure histologique que le cerveau; leurs parois sont formées par une seule rangée de cellules cylindriques, très adhérentes entre elles; on observe, à leur face interne, pendant les premiers stades du développement, une accumulation considérable de granules pigmentaires, rappelant ceux que l'on trouve dans les parois du cerveau.

Dans le stade suivant (fig. 33), on constate d'importantes modifications. Les vessies oculaires primitives s'aplatissent; une de leurs parois s'invagine dans la paroi sous-jacente; en un mot, les vessies oculaires primitives ont fait place aux vessies secondaires. En même temps, la couche fondamentale de l'exoderme donne naissance au cristallin. Comme chez un grand nombre d'autres animaux, celui-ci résulte d'une invagination de l'exoderme, et rappelle surtout, par son mode de genèse, le cristallin des Amphibiens; en effet, chez eux aussi, la couche inférieure de l'exoderme contribue seule à sa formation. C'est la pression exercée par le cristallin sur la paroi antérieure de la vessie primitive qui détermine la transformation de cette vessie en vessie secondaire. Par suite de cette pression, qui s'exerce surtout sur

la partie supérieure de la paroi de la vessie primitive, cette partie se déprime et produit, à son tour, un enfoncement sur le reste de l'organe primitif, qui se transforme en vessie secondaire. Cette vessie constitue l'ébauche de la rétine; sa paroi antérieure deviendra la rétine proprement dite, sa paroi postérieure donnera naissance à l'épithélium pigmentaire; le pigment y apparaît vers la fin du développement embryonnaire.

Vers la même époque, le cristallin se détache de la couche fondamentale de l'exoderme, et se présente sous l'aspect d'une vessie ovalaire. Ses modifications ultérieures, ainsi que la formation de la choroïde, le développement définitif de la rétine, la formation de la cornée, de la sclérotique et du corps vitré ne s'observent qu'après l'éclosion de l'embryon.

Sur la partie dorsale de la vessie oculaire secondaire se trouve la fente oculaire, que l'on peut observer sur les coupes longitudinales de l'œil. Cette fente, encore assez large chez l'embryon, ne diminue qu'après l'éclosion par suite du rapprochement des bords de la vessie oculaire secondaire, après que le cristallin s'est entièrement détaché du feuillet externe. Au moment de la formation des vaisseaux céphaliques, la fente oculaire est traversée par un vaisseau, première ébauche de l'artère centrale de la rétine. Sur quelques coupes transverses ou longitudinales, ce vaisseau est parfaitement visible.

II. — Le mésoderme et ses dérivés.

Après l'occlusion du sillon médullaire, le mésoderme présente la dispositiuo suivante : Il occupe, sous forme d'une plaque ovalaire, toute la partie dorsale de l'embryon, aussi bien dans le tronc que dans la région céphalique, et, dépassant le blastopore, s'étend sur la région ventrale où il se termine à peu près au niveau du sommet de la partie appendiculaire de la cavité digestive primitive. Il reproduit, pour ainsi dire, la forme du champ embryonnaire vu de face, et qui n'est qu'une partie de l'embryon épaissie par suite de la présence du mésoderme. D'un autre côté,

les limites du mésoderme ou, ce qui revient au même, celles du champ embryonnaire vu de face, correspondent, du moins au début, aux limites de la cavité digestive primitive. Le mésoderme se forme d'abord au-dessus de cette cavité, et ce n'est que plus tard qu'il s'étend en surface, dans toutes les directions, entre l'exoderme et l'entoderme.

Après la formation de la corde dorsale et des canaux de Wolff, le mésoderme comprend plusieurs parties. Nous avons déjà dit que, dès l'apparition des canaux de Wolff, on peut distinguer, chez l'embryon, la région céphalique et le tronc. L'extrémité antérieure des canaux de Wolff, recourbée vers l'axe longitudinal du corps, établit la limite entre ces deux parties. La partie antérieure ou extrémité céphalique est dépourvue de mésomères, tandis que la région du tronc est partagée en segments, les vertèbres primitives ou segments primitifs. Dans la partie du mésoderme qui correspond au tronc, les canaux de Wolff séparent, dans toute leur étendue, les plaques segmentaires des plaques latérales.

De même que pour les autres feuillets embryonnaires, on peut distinguer, dans le mésoderme, des parties latérales et une partie axiale. La partie axiale, placée sous celle de l'exoderme, c'est-à-dire sous le rudiment nerveux, ne consiste d'abord qu'en la corde dorsale. Les parties latérales sont divisées en plaques segmentaires, canaux de Wolff et plaques ou lames latérales. La partie axiale a pour siège le tronc et la queue de l'embryon; elle se prolonge dans la région céphalique, n'atteignant toutefois que l'extrémité antérieure de la moelle allongée (vésicule cérébrale postérieure). En avant de la moelle allongée, le mésoderme céphalique ne consiste qu'en la continuation des parties latérales du mésoderme de la région du tronc, qui, sous forme de plaques continues appelées plaques céphaliques, sont placées sous le cerveau et sur ses parties latérales. Après la formation de la bouche et la séparation des plaques pharyngiennes, on peut distinguer, dans le mésoderme céphalique, trois parties constituantes : une moyenne, formant les *plaques céphaliques proprement dites* (fig. 27, kppl), les latérales ou *plaques pharyn-*

giennes, qui représentent l'ébauche de l'appareil branchial, et une antérieure, premier indice du *péricarde et du cœur*.

Dans l'étude des parties constitutives du mésoderme, nous commencerons par celles que l'on rencontre dans la région du tronc. On a déjà vu que les modifications externes de cette région consistent surtout en ce qu'elle devient plus épaisse. La région dorsale de l'embryon s'accroît insensiblement vers le haut, et cet accroissement est dû exclusivement au mésoderme et à ses dérivés. Après l'occlusion du sillon médullaire, la partie moyenne du mésoderme (principalement les segments primitifs) s'épaissit beaucoup. Elle refoule l'exoderme, le soulève, et détermine ainsi la croissance, vers le haut, du dos de l'embryon. En même temps, la disposition relative des parties mésodermiques se modifie; nous devons nous y arrêter avant d'étudier le développement des parties constitutives du mésoderme.

Peu de temps après l'occlusion du sillon médullaire, la disposition topographique des différentes parties constituant le mésoderme est la suivante : la corde dorsale ou partie axiale apparaît, sur les coupes transversales, sous forme d'un cercle assez volumineux, composé de cellules finement granuleuses. De chaque côté de la notocorde sont placés les segments primitifs; ils ont une forme à peu près triangulaire, la base du triangle étant tournée vers la corde dorsale, le sommet dirigé vers la périphérie de l'embryon. La base des segments primitifs est en rapport avec les parties latérales de la corde dorsale et de la moelle. Dans les endroits où ces deux organes se rencontrent, la base des segments primitifs est échancrée. Les segments primitifs se rétrécissent vers la périphérie, c'est-à-dire au voisinage des canaux de Wolff, et s'unissent à une couche cellulaire située immédiatement sous ces canaux qui, à cette époque, sont encore pleins. Cette couche unit immédiatement les segments primitifs aux plaques latérales; on peut lui donner le nom de masse cellulaire intermédiaire, car elle correspond absolument à la « intermediäre Zellenmasse » de l'embryon des Oiseaux. En dehors de cette masse se trouvent les plaques

latérales formées de deux couches cellulaires qui se transforment ensuite, la supérieure en couche somatique, l'inférieure en couche splanchnique.

Au stade suivant, ces parties du mésoderme se modifient quelque peu. L'épaisseur des segments primitifs augmente, tandis que leur face profonde appliquée contre l'entoderme se raccourcit. En même temps le lien entre les segments primitifs et les plaques latérales disparaît; ces deux parties s'isolent. Les canaux de Wolff s'appuient par leur bord externe sur le bord interne des plaques latérales, qui consistent toujours en deux couches de cellules. Les segments primitifs, appliqués immédiatement par leur bord externe contre la moelle et la corde dorsale, ont maintenant le bord interne un peu arrondi et nettement délimité. Au stade suivant, l'épaisseur des segments primitifs augmente encore, en même temps que leur longueur diminue (figure 29. Mp.). A ce stade, une masse cellulaire apparaît entre les segments primitifs et les organes médians (la corde dorsale et la moelle); cette masse, qui dans la suite joue un rôle très important dans le développement embryonnaire, constitue la *couche squelettogène* (figure 29, Sgs). Je lui donne ce nom, car elle contribue principalement à la formation du squelette; toutefois, les nerfs spinaux, les vaisseaux et d'autres organes se forment aussi à ses dépens. Un côté de la couche squelettogène est immédiatement adjacent à la moelle et à la corde dorsale; l'autre se juxtapose aux segments primitifs qu'on peut désigner maintenant sous le nom de plaques musculaires. Dans la partie axiale de l'embryon, sous la corde dorsale, cette couche confine à l'entoderme.

Dans cette partie de la couche squelettogène a lieu la formation des vaisseaux sanguins. Sur la coupe transversale représentée figure 29, on distingue déjà, sous la corde dorsale, l'ébauche de l'aorte. Les veines apparaissent dans un stade plus avancé. Après la formation de la couche squelettogène, l'apparition des rudiments des muscles donne aux segments primitifs une signification spéciale; ils peuvent, dès lors, être appelés

plaques musculaires. Par suite de l'épaississement des plaques musculaires et du raccourcissement de leur partie basale, les organes placés de chaque côté des segments primitifs, savoir les canaux de Wolff et les plaques latérales, se rapprochent passivement de la partie axiale de l'embryon. Au stade représenté figure 30, les canaux de Wolff (Wg) sont situés sous les segments primitifs (plaques musculaires), et non sur leurs faces latérales, comme au stade précédent; les plaques latérales, qui dans la partie postérieure de l'embryon présentent déjà une cavité, première ébauche de la cavité du corps, s'accroissent aussi du côté de la partie axiale et viennent se placer sous les canaux de Wolff (figure 30, Pb et Veb). Le bord interne des plaques latérales dépasse les canaux de Wolff et, se dirigeant vers l'axe de l'embryon, s'incurve un peu vers le haut.

Je passe maintenant à la description du développement des parties dérivées du mésoderme.

Développement de la corde dorsale.

Au moment de l'occlusion du sillon médullaire, la corde dorsale, qui a la forme d'un cordon assez épais composé de cellules polygonales, est placée sous la moelle et la partie postérieure du cerveau. En avant, elle atteint la moelle allongée où elle se termine par une extrémité arrondie, et par son extrémité postérieure, également arrondie, elle s'appuie au canal neurentérique. Dans la région du tronc, la corde dorsale présente sa plus grande épaisseur en avant, tandis qu'en arrière elle se rétrécit peu à peu.

Pendant toute la durée du développement embryonnaire, la corde dorsale subit d'importantes modifications histologiques. Au moment de son apparition, elle est formée de cellules en tout semblables aux autres cellules du mésoderme; leur protoplasme est finement granulé, et chaque cellule renferme un noyau. Un peu plus tard, ces cellules s'aplatissent dans la

direction de l'axe longitudinal du corps, et revêtent la forme de plaques assez minces, fortement serrées, intimement appliquées les unes sur les autres, et qui s'amincissent vers le centre de l'organe (figure 38, ch). Déjà alors, les cellules renferment des vacuoles, sous forme de petites vésicules remplies d'un liquide. Au stade suivant, les vacuoles, devenues plus nombreuses, se fusionnent, et le liquide qui les remplissait prend insensiblement la place du protoplasme qui se trouve ainsi refoulé, comme le noyau, vers la périphérie de la cellule. La figure 39 montre les cellules de la corde dorsale ayant déjà leur forme définitive : le milieu de la cellule est rempli d'une substance transparente, et ce n'est qu'à la périphérie de l'élément qu'on trouve le protoplasme finement granulé et le noyau.

Une mince membrane cuticulaire, produit de sécrétion des cellules de la notocorde, apparaît à la périphérie de cet organe. Sur les coupes transversales, on voit quelquefois la corde dorsale sortir de la cavité que lui forme la couche squelettogène. On peut se convaincre alors que la membrane cuticulaire fait partie intégrante de la corde, car elle est entraînée en même temps que cette dernière. Outre cette membrane que nous appellerons *membrane interne*, il s'en forme encore une autre dans le cours du développement embryonnaire; elle limite la cavité de la couche squelettogène dans laquelle se trouve placée la corde dorsale, et n'a rien de commun avec cette corde, au point de vue de sa genèse ; nous lui donnerons le nom de *membrane externe*.

Ces modifications de la notocorde du Sterlet ne diffèrent en rien de celles que l'on connaît chez les autres Vertébrés. Partout les premières modifications consistent dans l'aplatissement des cellules suivant la direction de l'axe longitudinal de la corde, et ensuite dans la vacualisation de ces cellules. Cette manière d'être de la corde dorsale des Poissons et des Amphibiens est en tout semblable à celle du même organe chez un *Amphioxus* adulte.

Les segments primitifs et les plaques latérales.

Nous avons déjà signalé les modifications de forme des segments primitifs; il nous reste à examiner la structure histologique de ces parties importantes du mésoderme.

Au moment de l'occlusion du sillon médullaire, les segments primitifs consistent en cellules de dimensions sensiblement égales, à facettes multiples; mais bientôt les cellules qui touchent à la corde dorsale et à la moelle s'allongent et prennent une forme polyédrique. Après un certain temps on voit apparaître, entre la corde et les segments primitifs, une masse cellulaire que nous avons appelée couche squelettogène. Pour mieux étudier les premières phases du développement de cette couche squelettogène, il faut recourir à des coupes horizontales, car son épaisseur peu considérable la rend à peine perceptible sur les coupes transversales.

La figure 37 représente une coupe horizontale d'un embryon appartenant à ce stade où la couche squelettogène commence à se former (fig. 37, Sgsch). Elle se trouve placée entre la corde dorsale et les segments primitifs, et consiste en une seule rangée de cellules, dont un certain nombre (de trois à quatre) correspondent à chaque segment primitif. Entre les segments existe un interstice dans lequel on ne voit pas de couche squelettogène. Un peu plus tard cette couche s'épaissit, grâce à la multiplication des cellules et forme, par suite de la fusion de ses parties constituantes, une masse cellulaire entourant la notocorde.

Quoiqu'il ne m'ait pas été donné d'observer le détachement des cellules de la couche squelettogène (1) des segments primi-

---

(1) Ayant appelé « couche squelettogène » la masse cellulaire placée entre les plaques musculaires et les organes centraux, je dois remarquer que la partie analogue chez les autres Vertébrés porte des noms différents. Ainsi Kölliker l'appelle « eigentliche Urwirbel » (Oiseaux et autres Vertébrés); chez les Plagiostomes, Balfour la désigne sous le nom de rudiment des vertèbres (Vertebral Rudiment).

tifs, il me paraît évident que ces derniers jouent, dans la formation de cette couche, le principal rôle. Le fait que la couche squelettogène n'apparaît pas sous forme d'une masse continue, mais sous l'aspect de parties correspondant par leur position aux segments primitifs, vient à l'appui de cette opinion. Si cette couche était formée indépendamment des segments primitifs, comment expliquerait-on ce rapport? En outre, les cellules de la couche squelettogène sont placées précisément en face des cellules du bord interne des segments primitifs, ce qui semble aussi prouver le lien génétique qui existe entre ces parties.

La formation de la couche squelettogène des Ganoïdes est parfaitement analogue à la formation de cette couche chez les Plagiostomes, et diffère complètement de celle des Vertébrés qui leur sont supérieurs. Ainsi, d'après Kölliker, Balfour et Foster, les segments primitifs ou vertèbres primitives des Oiseaux consistent d'abord en des corps pleins. Plus tard seulement, d'après Kölliker, apparaît au centre des segments primitifs une cavité, qui correspond peut-être à la cavité placée entre les plaques latérales (1). Après la formation de la cavité, le fond de la paroi inférieure du segment primitif devient plus épais et remplit bientôt toute la cavité. Cette paroi inférieure épaissie constitue une partie analogue à la couche squelettogène du Sterlet, les protovertèbres proprement dites de Kölliker. La paroi supérieure du segment primitif se transforme en plaque musculaire. Ainsi la couches quelettogène des Oiseaux résulte de la différenciation des segments primitifs en partie externe et en partie interne, la première constituant l'origine des plaques musculaires, la seconde correspondant aux vertèbres primitives ou à la couche squelettogène. Une semblable division n'existe pas chez les Plagiostomes, car leur couche squelettogène (vertebral Rudiment de Balfour) résulte de la séparation d'une certaine quantité de cellules de la surface interne des segments primitifs, c'est-à-dire

(1) Kölliker, *Entwickl. des Menschen, etc.*, p. 214 et 215.

que sa formation est parfaitement analogue à la formation de cette couche chez les Sterlets.

Les différences entre la formation de la couche squelettogène chez les Oiseaux et celle de cette même couche chez les Poissons (Plagiostomes et Ganoïdes) ne détruisent en rien la parfaite analogie de ce processus chez toutes les classes de Vertébrés. Elles ne touchent pas à la nature intime du processus. La couche squelettogène et les plaques musculaires de tous ces animaux sont formées par les segments primitifs. Ainsi les différences entre les représentants de diverses classes se réduisent à des différences dans la masse de ces dérivés des segments primitifs. Chez les Ganoïdes et chez les Plagiostomes, les plaques musculaires sont la partie prédominante; chez les Vertébrés des classes supérieures prédomine la couche squelettogène. La prédominance des plaques musculaires chez les Poissons, et le fait contraire chez les Oiseaux peuvent s'expliquer à leur tour par un plus fort développement des muscles latéraux chez les premiers. Ces muscles se forment en entier aux dépens des plaques musculaires, et sont comparativement très peu développés chez les animaux des classes supérieures.

La couche squelettogène, qui chez les Sterlets apparaît d'abord sous la forme d'une couche très mince placée aux deux côtés de la corde dorsale, s'épaissit beaucoup aux stades suivants. Les parties latérales adjacentes à la corde dorsale et à la moelle forment l'ébauche du squelette, des nerfs de la moelle et des vaisseaux sanguins intervertébraux (*arteriae et venae intervertebrales)*. Tous ces organes, à l'exception des vaisseaux sanguins, ne se développent qu'après l'éclosion et seront décrits dans la seconde partie de cet ouvrage. La partie axiale de la couche squelettogène s'épaissit sous la corde dorsale et subit, pendant le développement embryonnaire, de notables modifications, qui conduisent à *la formation des gros troncs vasculaires.*

Les troncs principaux des veines et des artères ne se forment pas simultanément. L'*aorte* apparaît avant tous les autres vaisseaux; on la voit déjà sur les coupes transversales, appartenant à des stades très précoces du développement. A mon grand regret

je n'ai pas eu la chance de l'observer au moment de sa formation. Au stade représenté figure 29, elle a déjà la forme d'un canal, dont la coupe transverse est ovale et qui est placé sous la corde dorsale. Les parois de l'aorte sont composées des cellules aplaties issues de la couche squelettogène; ainsi l'origine de l'aorte aux dépens de cette couche n'est pas douteuse. Le canal de l'aorte est encore très étroit; au moment où il s'élargit, commence la formation des veines. Les veines cardinales, qui se réunissent en une veine vertébrale commune dans la partie postérieure du corps, se forment sous l'aorte.

J'ai déjà dit que, dans la partie axiale de l'embryon, la couche squelettogène s'applique immédiatement contre l'entoderme, et qu'à mesure que la région dorsale s'épaissit, les plaques latérales s'avancent vers la partie axiale. Au stade représenté figure 30, les extrémités internes des plaques latérales atteignent les canaux de Wolff; elles sont placées sous ces canaux, et recourbées quelque peu vers le haut. Cette progression des plaques latérales est plus apparente dans la partie postérieure du corps que dans la partie antérieure. La couche squelettogène adjacente à l'entoderme est limitée des deux côtés par les plaques latérales.

Le développement des veines commence par une évagination considérable d'une partie de l'entoderme qui, en grandissant, s'enfonce peu à peu dans la masse de la couche squelettogène. Un pareil stade est représenté figure 30. Les cellules de l'entoderme peuvent être facilement distinguées de celles du mésoderme, grâce à la différence dans la quantité des granules vitellins qu'elles contiennent. Comme ces granules ne se colorent ni par l'hématoxyline, ni par le carmin, les cellules de l'entoderme où ils abondent restent jaunâtres sur toutes les préparations colorées, tandis que les cellules du mésoderme deviennent violettes ou rouges. Autour de l'évagination proéminente de l'entoderme sont disposées les cellules du mésoderme qui déjà, à ce stade du développement, forment une espèce de gouttière renversée, remplie de cellules entodermiques (fig. 30 vc). L'évagination proéminente de l'entoderme est causée par la multiplication énergique des cellules de la partie axiale de ce feuillet.

Les cellules placées plus près de la paroi du canal digestif (entoderme) sont assez serrées; au sommet de l'évagination elles commencent à se disjoindre, prennent la forme sphérique, et ressemblent beaucoup aux globules sanguins. Leur protoplasma est rempli de granules vitellins; elles sont néanmoins pourvues d'un noyau qui devient très apparent sur les préparations colorées par l'hématoxyline. Ces cellules se transforment ensuite en globules sanguins. La transformation avance dans la direction du sommet de l'évagination, de sorte que, sur ce sommet, la gouttière du mésoderme n'est pas fortement unie à l'évagination entodermique; une cavité les sépare, dans laquelle les cellules entodermiques disjointes et transformées en globules sanguins peuvent se mouvoir facilement. Avec le temps la gouttière mésodermique se transforme en paroi de la veine. Dans l'état représenté figure 30, cette gouttière peut déjà remplir les fonctions d'un vaisseau, quoiqu'elle ne soit pas encore transformée en canal; sa cavité dirigée vers l'entoderme est bouchée par l'évagination entodermique. Pour qu'elle soit mieux bouchée par en bas, l'entoderme s'élargit en s'approchant des plaques latérales et s'y applique fortement. Par suite de cette adaptation, la veine qui se forme, mais qui n'est pas encore fermée, présente aussi à ce stade un canal dont une des parois est formée par l'entoderme, tandis que les autres consistent en mésoderme. Les globules sanguins, à mesure de leur formation, s'avancent vers le cœur; à leur place s'en forment d'autres au fond de l'évagination entodermique; ce processus continue jusqu'à ce que tout le matériel servant à leur formation soit épuisé. Au fur et à mesure de la consommation de ce matériel, les bords de la gouttière mésodermique se rapprochent peu à peu jusqu'à ce que la gouttière se soit transformée en canal qui constitue la veine. Tout le processus de la formation de la veine est terminé vers la fin du développement embryonnaire. Vers cette époque les veines et les artères intervertébrales sont aussi formées. Leur disposition topographique sera décrite dans la seconde partie de cette étude.

Götte, examinant la question de la formation des vaisseaux

sanguins, arrive à la conclusion que la divergence d'opinions relativement à la manière dont a lieu cette formation chez différents animaux, résulte de la grande diversité du développement de ces organes. Se basant sur leur mode de formation, il distingue trois formes de vaisseaux : les vaisseaux primitifs (troncs principaux), les vaisseaux secondaires, et les veines vitellines. Les premiers se forment comme lacunes dans le tissus intersticiel, sont limités par les cellules de ce tissu et ont un contenu liquide; plus tard, les cellules limitant ces interstices forment les parois des vaisseaux. Les vaisseaux secondaires, auxquels se rapportent les capillaires, résultent de la liquéfaction et de la vacuolisation des parties centrales d'une seule rangée de cellules; les parois de ces vaisseaux se forment aux dépens des parties périphériques des cellules vacuolisées. Les veines vitellines ont la même origine que les grandes veines du Sterlet. Les cellules vitellines périphériques (les cellules de l'entoderme des Sterlets) se divisent et forment des amas de cellules que Götte appelle îlots sanguins. Elles servent de rudiment aux globules sanguins. Autour de chaque ilôt, qui comme l'épaississement de l'entoderme est évaginé du côté du mésoderme, se forment des membranes; elles se transforment ensuite en parois de veines vitellines et sont une production mésodermique. Götte affirme que les globules sanguins sont formés *exclusivement* par les cellules vitellines (îlots sanguins), et par la suite sont portés vers le cœur par les veines vitellines. Cette conclusion ne me semble pas suffisamment prouvée en ce qui concerne le *Bombinator* ; chez le Sterlet rien ne l'appuie. Indépendamment du mode de formation des globules sanguins par l'entoderme, nous aurons l'occasion de connaître d'autres modes de formation de ces éléments dans d'autres organes, le cœur, par exemple, où ils dérivent du mésoderme.

Après la séparation de la couche squelettogène, *les plaques musculaires* se modifient. Leurs cellules, qui avaient d'abord une forme polygonale, s'allongent. La plus grande partie des cellules qui sont en contact avec la corde dorsale, s'accroissent perpendiculairement à l'axe longitudinal de l'embryon. Les

cellules de la couche externe, au contraire, croissent parallèlement à cet axe. Les unes et les autres contribuent à la formation des fibres musculaires. L'allongement des cellules est déjà apparent dans la figure 29; mais dans les stades plus avancés, on peut distinguer clairement les cellules musculaires. La transformation des cellules des plaques musculaires en cellules musculaires résulte de la modification de leur protoplasma, qui n'a lieu que vers la fin du développement. Ce protoplasma se différencie en couches centrale et corticale. La dernière apparaît d'abord à la surface du contenu sous forme d'une membrane très mince; elle diffère du protoplasma en ce qu'elle réfracte plus fortement la lumière; elle ne peut être colorée par l'hématoxyline, et consiste en une substance homogène assez brillante. Vers la fin du développement, on remarque une striation transversale dans ces cellules, striation qui provient de ce que les parties claires et les parties foncées y sont disposées alternativement. Chez un embryon entièrement développé, la couche périphérique striée est encore très mince, et c'est la couche centrale qui prédomine. Pendant le développement embryonnaire, ce rapport des couches se modifie en sens inverse.

On trouve toujours plusieurs noyaux dans la couche centrale des cellules musculaires; leur présence peut être facilement constatée sur les préparations colorées par l'hématoxyline. Ainsi chaque cellule des plaques musculaires se transforme en myoblaste.

Au moment de l'occlusion du sillon médullaire, *les plaques latérales* consistent en deux couches de cellules, et s'unissent aux protovertèbres à l'aide de deux rangées de cellules placées sous les canaux de Wolff. Nous avons déjà appelé ces rangées couche intermédiaire, et nous avons vu qu'elles disparaissent plus tard. La couche intermédiaire s'est probablement fusionnée avec la couche squelettogène. Après la disparition de la couche intermédiaire, les plaques latérales se séparent des segments primitifs et se développent comme parties isolées du mésoderme. Vers cette époque, une cavité apparaît entre les deux couches

des plaques latérales; c'est la cavité du corps. Dès ce moment, la couche supérieure reçoit la signification de lame somatique et la couche inférieure celle de lame splanchnique. Ces deux lames sont reliées entre elles sur le bord interne des plaques latérales; ce bord s'accroît dans la direction de l'axe longitudinal du mésoderme, arrive sous les plaques musculaires, et, dans la partie postérieure de l'embryon, se replie sous les canaux de Wolff.

Pendant toute la durée du développement embryonnaire, les plaques latérales s'accroissent de la région dorsale vers la région ventrale où elles ne se rejoignent qu'après l'éclosion. La cavité du corps limitée par les lames somatique et splanchnique présente des dimensions différentes dans le tronc et la région caudale. Sur les coupes transversales, elle apparaît comme une fente à peine perceptible dans le tronc; elle semble beaucoup plus large dans la région de la queue. Cela provient de ce que, dans le tronc, elle est comprimée par la masse entodermique (noyau vitellin). Dans la région caudale, où cette pression est nulle et où l'entoderme apparaît sous la forme d'un canal, la cavité du corps a des dimensions beaucoup plus grandes.

Les canaux de Wolff.

Quand nous avons abandonné l'ébauche des corps de Wolff, elle consistait en deux cordons compactes, placés dans la direction longitudinale entre les protovertèbres et les plaques latérales (fig. 23 Wg.). Les corps de Wolff, ainsi ébauchés, gagnent en longueur, et leur extrémité antérieure se recourbe en crosse au niveau du segment primitif antérieur. L'accroissement des corps de Wolff en longueur marche d'abord parallèlement avec la formation des protovertèbres; dans la suite, leur croissance est plus rapide, de sorte qu'au stade représenté figure 26, ils se réunissent derrière le blastopore. A ce moment, toute la masse des lames protovertébrales n'est pas encore divisée; leur partie postérieure reste encore indivise. Pendant l'accroissement des

canaux de Wolff, leur extrémité antérieure s'allonge, et en se repliant forme une maille qui grandit au fur et à mesure du développement de l'embryon. Le commencement de ce repli apparaît de bonne heure, avant même la formation de la plaque céphalique. La partie antérieure des canaux de Wolff occupe alors une position horizontale. Au stade suivant elle se replie en guise de crochet; dans l'épaisseur du cordon existe alors un petit canal très étroit ; en d'autres termes, les cordons se creusent. Leur cavité arrive jusqu'à l'extrémité antérieure recourbée, encore terminée en cul-de-sac; au stade représenté figure 27, Wg., on peut déjà distinguer, de la surface, que l'extrémité antérieure des canaux de Wolff s'ouvre dans la cavité du corps. Cette extrémité, d'abord arrondie, devient échancrée, et ses parois passent immédiatement dans les parois de la cavité du corps. Toutes les modifications ultérieures des canaux de Wolff durant le développement embryonnaire n'ont aucune importance.

Les canaux de Wolff qui se réunissent derrière le blastopore, conservent les mêmes rapports avec la partie postérieure du canal digestif pendant toute la durée du développement embryonnaire. Quand la queue est déjà formée et quand la cavité digestive primitive y pénètre, les canaux de Wolff s'y continuent aussi, et le lieu de leur jonction reste toujours derrière le canal neurentérique.

Quand à la partie postérieure du canal digestif s'est formée l'ouverture anale, les canaux de Wolff montrent, eux aussi, un orifice excréteur. Cet orifice est placé derrière l'anus; il présente par conséquent, avec ce dernier, le même rapport qui existait entre l'extrêmité postérieure des canaux de Wolff et le blastopore pendant les stades précédents.

Les plaques céphaliques et les plaques pharyngiennes.

J'ai déjà dit que, lors de la formation de la bouche, le mésoderme de la région céphalique se divisait en trois parties séparées

l'une de l'autre par des enfoncements de l'exoderme; ces parties sont: une antérieure, une centrale et les latérales. La première, qui constitue le rudiment du péricarde et du cœur, sera examinée à part. Les deux autres représentent les ébauches du squelette, des nerfs, des vaisseaux et des muscles céphaliques. La partie centrale du mésoderme donne origine au crâne proprement dit, aux nerfs, aux muscles et aux vaisseaux appartenant au crâne. Les parties latérales servent à former les arcs branchiaux avec leurs muscles et leurs vaisseaux. On peut appeler la partie centrale du mésoderme *plaque céphalique*, et ses parties latérales *plaques pharyngiennes*.

La tête du Sterlet se développe fort peu pendant la vie embryonnaire. Chez un poisson nouvellement éclos, elle a la forme d'un petit tubercule. Le faible développement de l'extrémité céphalique s'accompagne d'un développement également faible des organes qui dérivent du mésoderme correspondant à cette partie de l'embryon.

Le crâne ainsi que la colonne vertébrale ne se forment qu'après l'éclosion de l'embryon, et n'ont pas atteint leur complet développement même au troisième mois de son existence post-embryonnaire. Pendant la période du développement embryonnaire, les plaques céphaliques et pharyngiennes consistent en un tissu spongieux en tout semblable à celui de la couche quelettogène, et ne présentent aucune trace d'une différenciation ultérieure. Ainsi nous n'avons qu'à considérer la disposition topographique des plaques céphaliques, et certaines formations provisoires qui apparaissent sous forme de cavités à l'intérieur de ces plaques pendant la période du développement embryonnaire, et que nous pouvons appeler *cavités céphaliques*.

Les plaques céphaliques et les plaques pharyngiennes ne sont que la continuation immédiate des lames protovertébrales. Comme ces dernières, elles consistent d'abord en un tissu mésodermique compacte qui se transforme ensuite en une sorte de tissu spongieux. Cette transformation résulte de la formation d'une grande quantité de substance intercellulaire, en même temps que les cellules prennent une forme stellaire. Malgré

l'analogie qui existe entre la formation des plaques céphaliques et pharyngiennes et celle des segments primitifs (toutes les trois dérivées du mésoderme), le développement de ces parties n'est pas simultané. Alors que les protovertèbres sont déjà partagées en couche squelettogène et en lames musculaires, le mésoderme céphalique ne contient encore qu'un tissu non différencié en rudiments d'organes. Les plaques céphaliques (fig. 34 kppl) de la partie céphalique postérieure entourent la corde dorsale, et, s'épaississant de chaque côté, remplissent complètement tout l'espace compris entre l'exoderme et l'entoderme de la région céphalique. Elles accompagnent la corde dorsale dans toute sa portion crânienne, et enveloppent le cerveau latéralement et inférieurement. La partie supérieure du cerveau n'est pas recouverte par le mésoderme; il faut en excepter pourtant la partie postérieure de la moelle allongée, au-dessus de laquelle les plaques latérales se rejoignent, tout comme les deux moitiés de la couche squelettogène se rejoignent au-dessus de la moelle. En approchant de l'extrémité antérieure de la corde dorsale, la partie inférieure des plaques céphaliques se soulève, monte sous forme de plaque transverse entre la vessie cérébrale postérieure et la vessie moyenne, et forme le premier rudiment de la selle turcique qui restera dorénavant à l'état cartilagineux. La partie antérieure des plaques céphaliques, placée en avant de la corde dorsale, ressemble au fond à la partie postérieure, et, comme cette dernière, elle consiste en une partie axiale très mince et en deux parties latérales épaissies. La première est placée sous le cerveau, les deux autres occupent ses parties latérales. Les parties latérales des plaques céphaliques ne se réunissent pas en dessus, de sorte que les vésicules cérébrales antérieures sont à découvert en haut, de même que la vésicule postérieure.

Par suite de la présence de la corde dorsale dans la partie postérieure, et de son absence dans la partie antérieure des plaques céphaliques, celles-ci comprennent deux portions, séparées par la selle turcique. Conservant les noms proposés par Gegenbaur pour désigner les parties du crâne, nous appellerons la partie antérieure des plaques céphaliques, *partie prévertébrale*,

et leur partie postérieure, *partie vertébrale.* La première sert d'origine à la portion provertébrale du crâne, la seconde à sa partie vertébrale.

A une période assez peu avancée du développement embryonnaire, on voit apparaître, dans la partie antérieure des plaques céphaliques, des cavités qui sont limitées par les cellules aplaties du mésoderme. J'ai nommé ces cavités, *cavités céphaliques*, en conservant le nom proposé par Balfour pour de semblables cavités chez les Plagiostomes. Je n'ai pu observer que deux paires de ces cavités chez les Sterlets. Toutes les deux apparaissent très tôt, alors que les yeux se présentent sous forme de vésicules oculaires primitives. A cette époque, leur dimension est insignifiante; mais elles grandissent peu à peu, et atteignent le maximum de leur développement vers la fin de la période embryonnaire. La figure 39 représente ces cavités en coupe horizontale kh′ et kh″). Elles sont placées toutes deux exactement derrière les vésicules oculaires, ont à peu près une forme ovale et se dilatent en arrière. La cavité antérieure est la plus grande des deux; son extrémité postérieure se dirige quelque peu vers le haut; elle atteint le bord latéral de la moelle allongée et émet en haut un petit diverticule. La cavité postérieure, beaucoup plus petite que la première, a une position horizontale.

Nous avons décrit plus haut les modifications des *plaques pharyngiennes* et la formation des *arcs branchiaux.* Pour le moment, nous nous bornerons à faire remarquer que la formation des arcs branchiaux résulte de la pénétration des replis de l'entoderme dans leur masse. Ces replis, qui sont d'abord parallèles au bord de la tête (figure 29), traversent l'épaisseur du mésoderme et atteignent bientôt l'exoderme. Ils séparent les plaques pharyngiennes d'abord en deux, puis en plusieurs parties placées parallèlement les unes aux autres; ces parties constituent l'ébauche du futur squelette, des muscles et des vaisseaux branchiaux. La différenciation ultérieure du mésoderme dans les arcs branchiaux a lieu pendant le développement post-embryonnaire.

Le développement du cœur.

La cavité péricardique et le cœur se développent aux dépens de la partie antérieure du mésoderme céphalique, séparée de la partie centrale (plaques céphaliques) par l'invagination buccale. D'assez bonne heure, cette partie du mésoderme devient plus transparente, parce qu'il s'y forme une cavité, la *cavité péricardique*. Malheureusement je n'ai pas réussi à obtenir des coupes transversales des premiers stades de sa formation, de sorte que le mode suivant lequel cette formation a lieu m'est resté inconnu. Je n'ai pu l'observer que lorsqu'on y voyait apparaître le rudiment du cœur. Le cœur apparaît sous forme d'une ligne longitudinale traversant le milieu de la cavité péricardique. L'extrémité antérieure de cette ligne pénètre immédiatement dans la paroi antérieure épaissie de la cavité péricardique; l'extrémité postérieure se divise en deux branches, qui se transforment en *ductus Cuvieri* et en *tronc* des veines vitellines (*venae omphalo-mesentericae*). Dès que le cœur se contracte, il se replie et prend la forme d'une *S*.

La figure 35 représente une coupe transversale de l'embryon dans la région du péricarde, au moment de la formation du cœur. La cavité du péricarde, comme on le voit sur la coupe (figure 35, Pcw), se forme plus près de la partie externe du mésoderme et n'est limitée que par une seule couche des cellules aplaties. Elle se présente sous forme d'un sac dont une paroi est placée sur les cellules du mésoderme, tandis que l'autre est immédiatement appliquée contre l'exoderme. La paroi du péricarde qui est immédiatement appliquée contre l'exoderme consiste en cellules plates; à mesure que ces cellules s'approchent de la paroi postérieure de la cavité, elles deviennent plus volumineuses et elles affectent même, dans la paroi dorsale, la forme de grandes cellules quadrilatères (figure 35, Hzw). Le mésoderme, placé sous le péricarde, ne limite que sa paroi postérieure et finit à l'endroit où les deux parois s'unissent. Il s'épaissit beaucoup dans la partie axiale ou centrale du péricarde; il y forme un

bourrelet longitudinal placé au fond du péricarde et soulevant une de ses parois (figure 35, Msh).

Ce bourrelet constitue la premiere *ébauche du cœur*. Elle consiste en deux parties : une couche extérieure de cellules (figure 35, Hzw), continuation immédiate de la paroi postérieure du péricarde, et une masse cellulaire (figure 35, Msh) qui n'est qu'un bourrelet du mésoderme sous-péricardique. La première de ces parties représente l'ébauche de la paroi musculaire du cœur, la seconde sert à la formation de l'endothélium cardiaque et des globules sanguins. Les cellules de la paroi musculaire sont grandes et pâles, et ne se colorent pas par l'hématoxyline; celles du rudiment de l'endothélium, au contraire, se colorent très bien par cette substance, ont un protoplasma finement granulé et sont beaucoup plus petites que les précédentes.

Sur les coupes longitudinales d'embryons appartenant à ce stade, on voit très bien que le rudiment endothélial acquiert son plus grand développement dans la partie postérieure du cœur; là il est épais, tandis que vers le haut il devient de plus en plus mince.

Le développement ultérieur du cœur consiste en un rapprochement graduel des bords de la paroi invaginée du péricarde. L'ébauche cardiaque prend peu à peu une forme cylindrique et finit par se transformer en tube. Nous la voyons sous cet aspect snr la figure 36, qui représente une coupe transversale d'embryon chez lequel les contractions du cœur étaient visibles. Le cœur s'applique fortement contre la paroi postérieure du péricarde qui lui sert d'origine, et consiste en deux tubes emboîtés. Le tube externe (figure 36, Hzw) correspond à la paroi musculaire; le tube interne (Endz) représente la paroi endothéliale. On trouve entre les deux parties du cœur une assez vaste cavité, traversée par des travées cellulaires provenant du tube endothélial, et qui servent d'union entre l'endothélium et la paroi musculaire. Le tube endothélial est creux et dérive de la partie du mésoderme qui a pénétré au fond du péricarde sous forme de bourrelet longitudinal, encore compacte au stade précédent. Quoique je n'aie pas observé des stades intermédiaires entre ceux repré-

sentés figures 35 et 36, je tiens pour probable, d'après le rapport de l'endothélium et du bourrelet mésodermique avec la couche musculaire dans chacun de ces stades, que la transformation du rudiment endothélial en tube endothélial est le résultat de la disparition du lien qui existait entre les cellules centrales du rudiment qui se sont transformées en globules sanguins. Le fait qu'au stade représenté figure 36 on trouve encore un groupe de cellules adhérentes à la paroi postérieure du cœur, et qui n'ont pas eu le temps de se transformer en globules sanguins (fig. 36), vient à l'appui de cette conclusion. On peut m'objecter que la transformation du rudiment endothélial en tube peut résulter de la destruction des cellules centrales. Mais, dans ce cas, on aurait dû trouver des traces indiquant la destruction des cellules, sur les préparations appartenant à des stades où la formation du tube endothélial n'est pas encore terminée. Pourtant nous ne voyons rien de pareil. Le reste des cellules du rudiment endothélial apparaît sous la forme d'un groupe de cellules parfaitement intactes, et qui ne diffèrent de leur état précédent que par la modification qu'a subi leur forme; elle est devenue sphérique. Ce changement de forme ne peut indiquer que l'anéantissement du lien qui réunissait les cellules, mais non leur destruction.

La couche musculaire du cœur consiste en une série de cellules assez grandes et assez élevées; elles sont allongées et perpendiculaires à l'axe longitudinal du cœur. Vers la fin de la période embryonnaire, on ne trouve aucune trace de stries sur les cellules; elles ne ressemblent en rien aux muscles, mais néanmoins la couche qu'elles forment, fonctionne comme muscle. Bien avant l'éclosion de l'embryon, le cœur se contracte. D'abord ses contractions sont lentes et inégales; elles ont le caractère d'un mouvement péristaltique qui se dirige de l'extrémité postérieure du cœur vers son extrémité antérieure. A l'origine, on compte jusqu'à trente pulsations rhythmiques à la minute; plus tard, ce nombre augmente jusqu'à quatre-vingts.

Les effets de certains poisons comme l'azotate de potasse, la digitaline et la vératrine sur le cœur d'un embryon, sont parfai-

tement identiques à ceux que ces poisons produisent sur un cœur développé, nonobstant le fait qu'un cœur embryonnaire ne contient ni muscles ni nerfs formés. Une dissolution de nitrate de potasse à 10 °/₀ arrête le cœur en systole après deux minutes et demie. La vératrine à 5 °/₀ produit le même effet. La digitaline arrête le cœur en diastole. La muscarine fait seule exception; elle ne produit aucun effet sur les contractions d'un cœur embryonnaire.

Le développement du cœur du Sterlet se distingue de celui du cœur des autres Vertébrés par une foule de particularités. L'ébauche du cœur, chez le Sterlet, consiste en une masse compacte, tandis que, chez les autres Vertébrés, la plupart des observeurs (excepté Klein) (1) reconnaissent un rudiment creux. Chez la plupart des animaux, les Plagiostomes (Balfour), les Oiseaux (Kölliker, Balfour, Foster et Gasser) et les Mammifères (Hensen et Kölliker), ce rudiment est double; il est simple chez le Sterlet. Cette particularité rapproche le Sterlet des Cyclostomes, des Poissons osseux et des Amphibiens, chez lesquels le rudiment du cœur est également simple.

Au point de vue morphologique, la formation du cœur, qu'il apparaisse sous forme d'un rudiment simple ou double, creux ou compacte, ne présente pas de différence essentielle. Chez des espèces animales rapprochées, on voit souvent le même organe se montrer, au moment de son apparition, creux chez les uns, plein chez les autres; toute la différence se ramène à une différence d'épaisseur de quelque partie de l'ébauche. Le rapport du rudiment du cœur avec les feuillets embryonnaires est beaucoup plus important. La plupart des observateurs sont d'accord pour considérer la couche musculaire du cœur comme provenant de la paroi du péricarde. Quant à l'endothélium du cœur, quoiqu'on trouve des observations contradictoires relativement à son origine, aujourd'hui tous les embryogénistes sont d'accord pour admettre qu'il se développe aux dépens du mésoderme. Le développement de l'endothélium chez le Sterlet confirme ce fait, et

(1) *Wiener Sitzungsberichte*, 65.

nous n'avons qu'à expliquer le rapport de cette partie du mésoderme avec ses autres parties dans la région céphalique et dans le tronc de l'embryon.

La partie du mésoderme dans laquelle se forme le cœur est composée du péricarde et d'une couche de mésoderme placée entre cette cavité et l'entoderme; cette couche sert d'origine au rudiment endothélial. Ces deux parties du mésoderme diffèrent entre elles, tant au point de vue morphologique qu'au point de vue histologique. Quoique je n'aie observé ni la continuité entre la cavité péricardique et celle du corps, ni le mode de formation de la cavité péricardique, je suppose, d'après l'analogie que présente son développement avec celui des autres Vertébrés, que la cavité péricardique n'est qu'une partie de la cavité générale du corps. Le premier stade que j'ai pu observer, correspond au stade du développement du cœur d'une grenouille, lorsque le péricarde est déjà fermé, (voyez Götte *Entwikl. der Unke* Tab. XIII fig. 225) et quand la paroi ventrale se soulève en partant du fond de cette cavité. Par leur structure histologique, les parois du péricarde, surtout la paroi antérieure, correspondent complètement aux couches somatique et splanchnique des plaques latérales. Le rudiment endothélial placé sous le péricarde se recourbe de chaque côté vers la face dorsale de l'embryon et se dirige vers les plaques pharyngiennes. D'après sa structure histologique, il est parfaitement semblable aux plaques pharyngiennes. Aussi je considère comme très probable que le rudiment endothélial n'est que la continuation des plaques pharyngiennes. Cette conclusion n'est pas en contradiction avec les faits connus sur le développement de l'endothélium chez les autres animaux. D'après les observations de Gasser (1), qui a donné une description des stades primitifs du développement du cœur chez le Poulet, l'endothélium apparaît dans les *fovea cardiaca* et se trouve placé entre la lame splanchnique (qui sert d'origine à la

(1) *Ueber die Entstehung des Herzens bei Vogelembryonen.* Archiv. f. micr. Anat. Bd. XIV.

paroi musculaire du cœur) et l'entoderme. Quoique Gasser ne dise rien relativement au mode de formation du rudiment endothélial, on remarque néanmoins sur ses figures (fig. 1, 4 et 5 Tab. XXVI), le lien du rudiment endothélial avec le côté dorsal du mésoderme; c'est absolument la même disposition qu'on observe chez le Sterlet.

Les Plagiostomes et les Ganoïdes, qui sont considérés comme voisins dans la classe des Poissons, représentent deux types différents au point de vue embryogénique. D'après la ressemblance de certains stades du développement, les premiers se rapprochent des Vertébrés supérieurs, les autres des Vertébrés inférieurs. En examinant le développement définitif de plusieurs organes, nous aurons l'occasion de faire connaître d'autres faits qui indiquent les mêmes affinités.

III. — L'entoderme et ses dérivés.

Après l'occlusion du sillon médullaire dans sa partie moyenne, et la disparition du canal vitellin, l'entoderme apparaît sous forme d'une vessie à paroi dorsale mince et à paroi ventrale très épaisse; elle s'ouvre par le blastopore (fig. 24 En'). La paroi dorsale de cette vessie est représentée par une seule couche de cellules, la paroi ventrale s'enfonce sous la forme d'un tubercule assez grand dans l'intérieur de la vessie, et consiste en une masse de cellules très riches en granules vitellins. Par suite de l'accumulation des cellules sur le côté ventral de l'entoderme, la cavité digestive primitive, vue sur une coupe longitudinale, a une forme semi-lunaire (fig. 24 pd). Elle est placée sous l'embryon, et sa largeur peut être très bien définie de la surface, car les limites latérales du champ embryonnaire ou embryon correspondent complètement aux limites latérales de la cavité digestive.

En même temps que le rudiment embryonnaire se divise en tête, en tronc et en queue, on peut aussi distinguer dans la cavité digestive primitive, c'est-à-dire dans l'entoderme, les par-

ties antérieure, moyenne et postérieure. Chacune de ces parties sert d'origine à une portion donnée du tube digestif. La partie antérieure sert à la formation de la portion pharyngienne, la partie moyenne sert d'origine à la portion moyenne du tube (estomac); la partie postérieure, qui sitôt après l'occlusion du sillon médullaire apparaît sous la forme d'un canal cylindrique s'ouvrant dans le blastopore, sert d'origine au rectum. Comme chacune de ces parties présente des particularités de développement, nous allons les considérer séparément.

La partie antérieure de l'entoderme (la cavité pharyngienne) se différencie en même temps que la tête. La cavité pharyngienne s'étend sous forme d'un cul-de-sac sous la moelle allongée vers la cavité buccale formée par l'exoderme (fig. 38). Son extrémité antérieure en cul-de-sac a des parois plus épaisses, et en s'approchant de la partie postérieure de la bouche, l'embrasse et se fusionne avec elle (fig. 38). Entre l'extrémité postérieure de la bouche et l'extrémité antérieure de la cavité pharyngienne, il n'existe, pendant les derniers stades du développement, que la paroi antérieure épaissie de la cavité pharyngienne. Au début du développement post-embryonnaire, cette paroi se détruit et la cavité digestive s'ouvre par la bouche. Les parois latérales de la cavité pharygienne servent à la formation de l'appareil branchial. A une période encore peu avancée du développement, elles émettent de chaque côté deux paires de diverticules à cavités très étroites, qui se dirigent vers l'exoderme et traversent le mésoderme. Ces prolongements, que nous pouvons appeler sacs branchiaux, forment les rudiments des fentes branchiales à venir. Chaque sac branchial, en pénétrant dans le mésoderme des plaques pharyngiennes, en sépare une lame qui constitue le rudiment de l'arc branchial. Vers la fin du développement embryonnaire, les sacs branchiaux se fusionnent avec les parties correspondantes de l'exoderme. Au commencement du développement post-embryonnaire, dans les endroits où cette fusion a lieu, se forment des fentes qui sont les fentes branchiales. L'entoderme des sacs branchiaux et l'exoderme placé au dessus des

arcs pharyngiens correspondants, se transforment en épithélium des arcs branchiaux.

La partie moyenne de l'entoderme s'étend sous tout le corps de l'embryon, et consiste en une paroi dorsale mince et en une paroi ventrale épaisse (fig. 24, En, En'). La paroi dorsale de la cavité digestive primitive, dans sa partie axiale, donne origine à deux formations : d'abord à la ligne sous-cordale, et ensuite au bourrelet axial qui sert à la formation des globules sanguins. La ligne sous-cordale se forme bientôt après l'occlusion de la moelle, et apparaît sous forme d'une corde assez mince, ne consistant d'abord qu'en deux rangs de cellules. La ligne sous-cordale reste dans cet état pendant tout le temps du développement embryonnaire. Elle ne se modifie que longtemps après l'éclosion. On peut voir, chez des poissons âgés de trois mois, qu'elle se transforme en *ligamentum longitudinale inferius*. Sa modification ultérieure sera examinée dans la seconde partie de cet ouvrage. Le bourrelet entodermique qui sert à la formation des globules sanguins, a déjà été décrit à propos du développement des veines.

Bientôt après l'occlusion de la moelle, les cellules de la partie ventrale de l'entoderme perdent leur noyau. Une coloration des préparations par l'hémotoxyline ne fait pas ressortir ces noyaux. En même temps que les noyaux, disparaissent aussi les contours nets des cellules. Celles-ci se fusionnent, et ce n'est que sur la périphérie de la partie ventrale de l'entoderme qu'on peut toujours distinguer des cellules à contours nettement prononcés et munies de noyaux. La masse centrale de l'entoderme ventral s'épaissit et finit par remplir toute la cavité digestive primitive. Cette masse atteint la paroi dorsale de la cavité digestive avec laquelle elle se fusionne. La cavité digestive primitive disparaît, de sorte que l'entoderme du corps d'un embryon éclos est compacte et dépourvu de cavité. Durant trois semaines après son éclosion, l'embryon se nourrit aux dépens du vitellus qui remplit complètement la ci-devant cavité digestive. C'est alors seulement qu'a lieu la formation définitive des parois de l'estomac et de l'intestin moyen ; ces organes dérivent des cellules qui, dès la

période embryonnaire, se sont conservées sur la partie périphérique de la cavité digestive primitive.

On trouve sur la partie ventrale de l'entoderme, au-devant du blastopore, une partie appendiculaire de la cavité digestive (fig. 24, Pd'). Cette partie résulte de ce que l'évagination falciforme s'est propagée du côté dorsal vers le côté ventral. Cette partie de la cavité digestive primitive ne prend aucune part à la formation des organes digestifs, quoiqu'elle persiste assez longtemps chez l'embryon. Pendant la formation de la queue, la partie appendiculaire de la cavité digestive diminue beaucoup (fig. 32). Dans les stades plus avancés du développement, je n'ai pu la découvrir; il est probable qu'elle disparaît à cause du rapprochement des cellules de la partie centrale de l'entoderme.

La partie postérieure de la cavité digestive primitive a la forme d'un canal cylindrique assez court, placé d'abord parallèlement à l'axe longitudinal de l'œuf, et limité de tous les côtés par les épaississements de l'embryon et par le bourrelet marginal. Elle s'ouvre en arrière par l'intermédiaire du blastopore. Le bourrelet marginal entourant le blastopore est un cercle formé par l'exoderme épaissi. Nous avons déjà vu que, du côté dorsal, le blastopore s'unissait avec le sillon médullaire, et que le bourrelet marginal se transformait en bourrelet entourant ce sillon.

L'occlusion du blastopore a lieu après l'occlusion de la moelle. Elle commence par le rapprochement des bourrelets qui l'entourent; il suit de là que la partie postérieure de la cavité digestive se rétrécit (figure 24). Alors la partie postérieure du bourrelet marginal, que nous pouvons appeler lèvre inférieure du blastopore, s'épaissit et s'avance sur le côté dorsal. Comme la partie antérieure du bourrelet marginal s'amincit en même temps que la lèvre supérieure du blastopore, toute la partie postérieure de la cavité digestive s'incline vers l'axe longitudinal de l'œuf. L'accroissement de la lèvre inférieure dans la direction du dos a pour résultat que son bord se rapproche de la surface dorsale de l'embryon, et finit par se fusionner avec elle (fig. 24). Il se fusionne aussi avec le bord postérieur de la moelle qui était

en communication avec le blastopore (figure 24). Avec l'occlusion du blastopore s'établit une communication immédiate de la moelle avec la cavité digestive primitive.

Bientôt après l'occlusion du blastopore, on voit se former la queue. Elle part de l'endroit où se trouvait le blastopore, et apparaît sous forme d'un tubercule qui comprend la continuation de toutes les parties du corps. Nous y voyons la corde dorsale, les protovertèbres et la partie postérieure de la cavité digestive. La queue consiste d'abord en un épaississement du bord postérieur du champ embryonnaire, placé derrière le blastopore et correspondant, par sa position, à la cavité digestive appendiculaire (figure 24, Pd'). Cet épaississement se forme aux dépens de la lèvre inférieure du blastopore, avant l'occlusion de ce dernier. La preuve en est que, au moment où la queue apparaît sous forme d'un petit tubercule cylindrique, cet épaississement, placé sous la cavité digestive appendiculaire (figure 32), s'amincit ; il égale en épaisseur les parois externes de la queue.

Pendant la formation de la queue, la partie postérieure de la cavité digestive prend une position tout opposée à celle qu'elle avait au moment de l'occlusion du blastopore. Sur la figure 24 elle était dirigée vers le côté dorsal; maintenant, se trouvant dans la queue qui est recourbée sur le ventre, elle a une direction opposée à la précédente. Cette modification dans la position du rectum peut aussi être expliquée par l'épaississement externe de la lèvre inférieure du blastopore. En effet le rectum, limité du côté ventral par cet épaississement, se redresse d'abord, c'est-à-dire devient parallèle à l'axe longitudinal de l'œuf, et puis suit la direction de la queue, se recourbe, comme elle, sur le côté ventral. Sur toute sa longueur, le rectum est séparé de la moelle par la corde dorsale. A l'extrémité de la queue, en arrière de l'extrémité postérieure de la corde dorsale, le rectum s'unit à la moelle au moyen du canal neurentérique, qui contourne la corde dorsale. La largeur de ce canal est la même que celle de la moelle et du canal digestif qu'il réunit.

Ses parois contiennent quelquefois un pigment qui s'accumule sous la forme d'amas foncés granulés.

Lorsque la queue atteint à peu près $^3/_4$ de millimètre de longueur, a lieu la formation de l'anus. Il apparaît non loin de la base de la queue, et l'endroit de sa formation est indiqué, avant même son apparition, par un petit tubercule. Dans cet endroit là, le rectum émet un diverticule en cul-de-sac dans la direction de l'exoderme. Ce diverticule a la forme d'un tube assez court en entonnoir, et en s'approchant de l'exoderme, se fusionne avec lui. A l'endroit de la fusion apparaît un orifice qui constitue l'anus. La formation de cet orifice, comme celle de la bouche, résulte probablement de la destruction des cellules qui se trouvaient à l'endroit de la fusion.

La partie du rectum qu'on peut nommer partie post-anale et qui s'unit à la moelle se conserve longtemps chez l'embryon. Elle ne participe pas à la formation du tube digestif et s'atrophie sur toute sa longueur. D'abord ses parois se rapprochent, d'où résulte que son canal diminue; ensuite sa cavité disparaît complètement et elle se transforme en une corde compacte, allant de l'anus jusqu'au canal neurentérique. Vers la fin du développement, cette corde disparaît complètement à ce qu'il paraît, interrompant de la sorte la communication extrêmement remarquable qui existait entre la moelle et la cavité digestive.

EXPLICATION DES FIGURES.

Planches XV-XVIII.

Fig. 1. Œuf arrivé à maturité et sorti de l'ovaire. *Eh* membrane vitelline. *Gr* membrane granuleuse et épithélium folliculaire qui sont entraînés avec l'œuf. *N* vésicule germinative. *Sc* le deutoleucyte. *Sp* le protoleucyte.

Fig. 1 A. Différentes formes de l'appareil micropilaire.

Fig. 2. Coupe longitudinale de l'œuf une heure après la ponte. La vésicule germinative a disparu, mais à sa place on trouve, dans la masse du germe, des îlots consistant en une substance qui ressemble à celle de la vésicule germinative, *N*. *Psch* couche pigmentée du germe. La surface du germe est dépourvue de pigment.

Fig. 3. Coupe longitudinale du germe dans le premier temps qui suit la fécondation. Sur la surface du germe se trouve une substance transparente sous laquelle est placée la couche pigmentée qui pénètre au fond du germe sous forme d'une ligne, *Pnm*, le pronucleus mâle. *Lc* îlots formés par la substance de la vésicule germinative.

Fig. 4. Représente le pronucleus mâle avec les parties adjacentes du germe vus avec le système 8 Hartnack. *Pnm* et *Le* signifient la même chose que sur la figure 3.

Fig. 5, 6, 6 A. Différents stades de la formation du premier noyau segmentaire.

Fig. 7. Coupe longitudinale à travers un œuf où le germe est partagé en deux parties. *Fk* cavité de segmentation. *Psch* couche pigmentée du germe. *K* substance du germe.

Fig. 8. Le germe divisé en huit segments. I, II, III, IV, les quatre segments primitifs. I′, II′, III′, IV′, V′, VI′, VII′, VIII″, les huit segments qui se sont formés après la division des quatre segments primitifs.

Fig. 9. Coupe longitudinale à travers un germe en voie de segmentation. I, II, III et IV sont les quatre segments du germe. *D* le dentoleucyte. *K* les noyaux vus dans les segments I, II et III. Le noyau du segment I se divise.

Fig. 10. Stade ultérieur de la segmentation. Elle a atteint la partie inférieure de l'œuf.

Fig. 11. Coupe longitudinale de l'œuf du stade précédent. *Ks* segments dérivés du germe. *Ds* segments grossièrement granulés de la partie inférieure de l'œuf. *Fh* cavité segmentaire au fond de laquelle on voit des évaginations qui ne sont que des segments commençant à se former.

Fig. 11 A. Deux segments du fond de la cavité segmentaire dont un est complétement détaché, tandis que l'autre est encore fixé par le bas. *Gkd* partie du segment grossièrement granulée. *Fkk* sa partie finement granulée, dérivée de la substance du germe. *Kn* le nucleus. *Knk* le nucléole. Les nucleus des deux segments sont encore réunis par un fil bien fin, consistant en substance nucléolaire (système 8 Hartnack).

Fig. 12. Coupe longitudinale d'un œuf dont la segmentation est terminée; la coupe a traversé le centre de la cavité segmentaire. *Ex* l'exoderme *En* l'entoderme. *Sh* cavité segmentaire.

Fig. 13. Coupe longitudinale d'un œuf pendant la formation du blastopore et de la cavité digestive primitive. *Ex* l'exoderme. *Ra* coupe du blastopore, montrant sa forme falciforme. *En* entoderme

Fig. 13 A et B. Deux coupes successives à travers le blastopore; les lettres ont la même signification que sur la figure 13.

Fig. 14. Coupe longitudinale à travers la cavité digestive primitive dans les premiers stades de son développement (système 7 de Hartnack).

Fig. 15 et 16. Deux stades successifs du développement de la cavité digestive primitive. La coupe est longitudinale. Formation du mésoderme par l'entoderme. *Ms* mésoderme. *Ex* exoderme. *En* et *En'* entoderme. *Pd* cavité digestive primitive. *Fh* cavité segmentaire.

Fig. 17 et 18. Deux stades de la formation du sillon médullaire vu de la surface. *Dp* bouchon d'Ecker ou bouchon vitellin. *Bf* sillon médullaire. *Md* dilatation cérébrale du sillon médullaire. *Kw* bourrelet marginal. *Wg* les canaux de Wolff.

Fig. 19. Partie centrale d'une coupe à travers le champ embryonnaire avant la formation du sillon médullaire (système 8 de Hartnack). *Ex''* épaississement médullaire. *Cha* épaississement du mésoderme pour la formation de la corde dorsale. *Ex* lamelle de recouvrement. *En* entoderme. *Ms* mésoderme.

Fig. 20. Partie centrale d'une coupe à travers le champ embryonnaire au moment du détachement de le corde dorsale. *Mdv* épaississement médullaire de l'exoderme. *Ex* lamelle de recouvrement. *Ex'* couche fondamentale de l'exoderme. *Ch* corde dorsale. *En* entoderme. *Mdpw* plaque médullaire.

Fig. 21. Coupe transversale du champ embryonnaire pendant la formation du sillon médullaire. *Mp* plaques médullaires. *Rf* sillon médullaire. *Ex'*, *Ex''*, *Ch* et *En* ont la même signification que pour la figure 20. *Stm* plaques ou lames latérales (Hartnack, système 8).

Fig. 22. Coupe transversale de la partie centrale du champ embryonnaire pendant que les plaques médullaires se recourbent pour former le canal central de la moelle. *Mg* canaux de Wolff. *Sp* plaques latérales. *Sgp* plaques segmentaires. *Mp* plaques médullaires. *Rf* sillon médullaire. *En* entoderme. *Ch* corde dorsale (sytème 8 de Hartnack).

Fig. 23. Coupe transversale d'un embryon dont le sillon médullaire est fermé. *Mr* canal central de la moelle *Sgp* plaques segmentaires. *Wg* canaux

de Wolff. *Ex'* lamelle de recouvrement. *Ex''* couche fondamentale de l'exoderme. *Ch* corde dorsale. *En* entoderme (système 8 de Hartnack).

Fig. 24. Coupe longitudinale d'un embryon pendant l'occlusion du blastopore, *Ex* exoderme. *En* côté dorsal de l'entoderme. *En'* son côté ventral, *Ms* mésoderme. *Pd* cavité digestive primitive. *Pd'* partie appendiculaire de la cavité digestive.

Fig. 25. Surface de la partie dorsale de l'embryon pendant la formation des segments primitifs. *Hb'* dilatation cérébrale antérieure. *Hb'''* dilatation cérébrale postérieure. *Ursp* plaques des segments primitifs. *Wg* canaux de Wolff. *Sp* plaque latérale. *Dp* bouchon d'Ecker.

Fig. 26. Embryon vu du côté dorsal, après l'occlusion du sillon médullaire et pendant la formation des plaques céphaliques. *Rm* moelle. *Urwp* plaques segmentaires primitives. *Ur* segments primitifs. *Wg* canaux de Wolff, *Kppl* plaques céphaliques.

Fig. 26 A. Partie céphalique du même embryon. *Kp* plaques céphaliques. *Ob* fossettes auditives.

Fig. 27. Partie antérieure d'un embryon au moment de la formation des premiers arcs branchiaux. *Wg* canaux de Wolff, *Hb'* vésicule cérébrale antérieure. *Hb'''* vésicule cérébrale postérieure. *Kppl* plaques céphaliques. *Schlfs* plaques pharyngiennes. *Stf* processus frontal. *Kb' Kb'' Kb'''* premier, second et troisième arcs branchiaux.

Fig. 28. L'embryon vu du côté dorsal pendant la formation de la tête. Kb' Kb'' Kb''' Kb'^r arcs branchiaux. *Ob* vésicules auditives. *Wg* canaux de Wolff, *Aub* vessies oculaires. *Hz* cœur. *Hb' Hb'' Hb'''* vésicules cérébrales. *Olg* fossettes olfactives. *Vova* veines vitellines.

Fig. 29. Coupe transversale du dos d'un embryon avant le début des contractions du cœur. *Pb* couche somatique. *Veb* couche splanchnique des plaques latérales. *Ao* aorte. *Mp* plaques musculaires. *Rm* moelle. *Sgs* couche squelettogène. *Ch* corde dorsale. *Wg* canaux de Wolff.

Fig. 30. Partie axiale de l'entoderme qui pénètre dans la couche squelettogène afin de former une veine. *Ao* l'aorte. *Bk* globules sanguins *Vc* cavité de la veine cave. *Wg* canaux de Wolff. *Blsch* couche entodermique participant à la formation des globules sanguins. *Pl* lame somatique *Veb* lame splanchnique du mésoderme. *En* entoderme.

Fig. 31. Coupe longitudinale d'un embryon à l'époque où le cœur se contracte. *Ch* la corde dorsale. *Rm* moelle. *En* cavité digestive. *Vbk* canal neurentérique. *Mob* vessie cérébrale postérieure. *Msc* vessie cérébrale antérieure.

Fig. 32. Coupe transversale de la moelle au début de la différenciation des substances blanche et grise. *Gs* rudiment de la substance grise. *Ws* rudiment de la substance blanche.

Fig. 33. Coupe horizontale de la tête au moment de la formation du cristallin. *Lein* le cristallin.

Fig. 34. Coupe transversale de la tête pendant la formation des organes auditifs. *Mob* moelle allongée. *Ch* corde dorsale. *En* entoderme. *Obs* rudiment des organes de l'ouïe *Kppl* plaques céphaliques.

Fig. 35. Coupe transversale du péricarde pendant la formation du cœur. *Pch* péricarde. *Pene* paroi du péricarde. *En* entoderme. *Msh* ébauche endothéliale du cœur. *HJw* ébauche de la couche musculaire du cœur. Paroi enfoncée du péricarde (Hartnack, système 7).

Fig. 36. Coupe transversale du cœur au moment de son occlusion en tube. *Hzw* ébauche de la paroi musculaire du cœur. *Endz* tube endothélial dérivé du mésoblaste (voyez la figure précédente). *Pene* péricarde. *Ex* et *Ex*, exoderme.

Fig. 37. Coupe horizontale à travers le dos d'un embryon au moment de l'apparition de la couche squelettogène. *Sgsch* couche squelettogène. *Mkp* plaques musculaires. *Ch* corde dorsale.

Fig. 38. Coupe longitudinale à travers la tête d'un embryon peu de temps avant son éclosion. *Kppl* plaques céphaliques. *Aure* nerf optique. *Msc* cerveau moyen. *Mob* cerveau postérieur. *In infundibulum Schlh* cavité pharyngienne. *Mbch* bouche. *Gf* vaisseau sanguin.

Fig. 39. Coupe horizontale à travers la tête d'un embryon peu de temps avant son éclosion. *Gh* cerveau. *Kh* et *Kh''* les cavités céphaliques. *I*, *II*, *III*, rudiment des fentes branchiales. *Au* vessie oculaire. *L* le cristallin.

SUR

LA TERMINAISON DES NERFS

DANS

LES MUSCLES VOLONTAIRES DE LA SANGSUE;

PAR

ARMAUER HANSEN.

Dans le recueil des leçons d'Anatomie générale professées au Collége de France en 1877-1878, Ranvier a formulé comme suit les conclusions de ses recherches sur la terminaison des nerfs dans les muscles :

1° Les muscles organiques, qu'ils soient lisses ou striés, sont animés par des nerfs qui, immédiatement avant d'atteindre ces muscles, forment un plexus ganglionnaire.

2° Les muscles volontaires, qu'ils soient striés ou non, reçoivent des nerfs qui leur viennent directement des centres nerveux et il n'existe pas, sur le trajet de ces nerfs, de ganglions qui puissent modifier l'incitation motrice venant de ces centres.

Ranvier a démontré qu'il en est ainsi chez les Vertébrés. Les quelques observations qu'il à faites sur les animaux appartenant à d'autres embranchements du règne animal, tendent à justifier ses conclusions en ce qu'elles établissent qu'il paraît en être de même chez les Invertébrés. C'est ainsi que dans le muscle rétracteur du corps de l'Escargot, les nerfs se terminent sans former au préalable un plexus, tandis qu'il existe un plexus dans l'intestin des articulés et aussi dans l'estomac de la sangsue. Ranvier m'a engagé à rechercher, pendant mon séjour dans son laboratoire, le mode de terminaison des nerfs dans les muscles innervés par la chaîne ganglionnaire de la sangsue et à voir en particulier si, dans ces muscles, il existe ou non un plexus

comparable à celui dont lui-même avait démontré l'existence dans les parois du tube digestif.

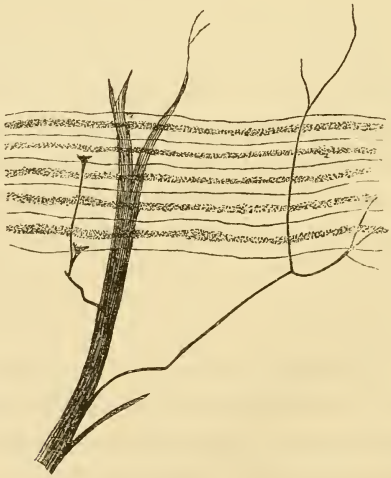
J'ai essayé de diverses méthodes pour tâcher d'arriver à résoudre cette question. J'ai fait des coupes après avoir fait durcir des fragments du corps, soit dans le liquide de Müller, soit dans l'acide osmique. J'ai coloré les coupes au moyen du picro-carmin ou de l'hématoxyline; mais ces méthodes ne m'ont donné aucun résultat. J'ai eu recours alors au chlorure d'or. Mais tandis qu'il est assez facile de dorer les nerfs de l'estomac de la sangsue en suivant les indications qu'a données Ranvier dans ses leçons, il est extrêmement difficile d'obtenir une bonne coloration des nerfs qui cheminent dans la paroi du corps et ce n'est qu'après avoir sacrifié un grand nombre d'animaux que j'ai réussi à obtenir de bons résultats.

Après avoir injecté du jus de citron dans l'estomac où il est laissé pendant cinq ou six minutes, je place des morceaux de l'animal dans une solution de chlorure d'or à un pour cent; ou bien après le séjour de l'acide dans l'estomac, le jus de citron est exprimé et remplacé par une injection de chlorure d'or, qui y séjourne pendant vingt à trente minutes; l'animal est ensuite coupé en fragments et ceux-ci sont plongés dans la solution saline pendant une vingtaine de minutes; dans l'un comme dans l'autre cas, les tissus sont conservés pendant vingt-quatre heures après l'action de l'or dans une solution d'acide formique au quart, à l'abri de la lumière. Dans ces conditions on n'obtient jamais une coloration complète des nerfs. En général les muscles sont fort bien colorés, mais les nerfs ne se montrent que par places, et encore ne sont-ce en général que des troncs nerveux assez volumineux que l'on voit apparaître, tandis que les petits nerfs sont à peine distincts. Pas plus sur le trajet des gros nerfs que le long des petits troncs on ne rencontre des cellules ganglionnaires. J'ai prolongé de plus en plus la durée du séjour dans le chlorure d'or. Après une action du réactif continuée pendant une heure et demie, les résultats sont plus satisfaisants.

Il faut au minimum un séjour d'une heure dans le chlorure pour obtenir une coloration à peu près complète, et l'on peut se

convaincre, par l'examen de coupes faites à travers des morceaux traités de cette façon, qu'il n'y a ni plexus ni cellules ganglionnaires sur le trajet des nerfs.

J'ai en vain cherché pendant longtemps les terminaisons dans les muscles. Les nerfs se divisent et se subdivisent sans s'anastomoser et se perdent dans les muscles sans qu'il soit possible de découvrir leurs terminaisons. De toutes les coupes que j'ai faites, il n'en est qu'une seule qui montre les terminaisons; mais je puis dire que tous les détails apparaissent ici avec une netteté qui ne laisse rien à désirer. D'un tronc commun, composé de quelques fibres, on en voit une se séparer et, après un court trajet le long duquel elle décrit quelques sinuosités, aboutir à un muscle. Au voisinage de celui-ci elle se divise en deux fibrilles qui se terminent chacune à une fibre musculaire en formant un épatement ou, si l'on veut, une tache motrice; celle-ci se confond avec la couche corticale de la fibre. Le mode de terminaison est le même que celui que Ranvier a décrit pour les muscles de l'estomac, avec cette seule différence que la tache motrice est un peu plus volumineuse dans les fibres volontaires. Ci-joint une figure sur bois qui reproduit exactement les détails de la préparation.



RECHERCHES

SUR

QUELQUES INFUSOIRES NOUVEAUX,

PARASITES DES CÉPHALOPODES;

PAR

ALEXANDRE FŒTTINGER,

DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES.

Pl. XIX, XX, XXI et XXII.

La plupart des Céphalopodes renferment dans leurs reins ou corps spongieux des animaux intéressants constituant un groupe spécial, et pour lesquels M. Édouard Van Beneden a créé l'embranchement des *Mésozoaires*.

Ces organismes, appelés par lui *Dicyémides*, ne sont pas les seuls êtres vivants qui existent à l'état de parasites dans les organes rénaux de ces Mollusques. Pendant un séjour que j'ai fait à Naples, en 1880, à l'Institut Zoologique de M. le Dr Dohrn, j'ai trouvé dans les corps spongieux de deux Céphalopodes, des Infusoires possédant des caractères particuliers, et dont l'existence n'a pas encore été signalée. Ces Céphalopodes sont : *Sepia elegans* et *Octpous vulgaris*.

Les plus anciens ouvrages relatant la présence des Dicyémides dans les reins de certains Céphalopodes, c'est-à-dire les travaux de Krohn et de Erdl, ne font pas mention de ces Infusoires, et les dessins qui y sont donnés ne se rapportent aucunement aux parasites que j'ai découverts.

Je parle de ces ouvrages anciens parce que certains dessins de Dicyémides semblent douteux au premier abord; mais après examen, j'ai vu qu'il ne s'agissait nullement là d'Infusoires. Les travaux plus récents sur les Dicyémides ne parlent pas non plus de ces Protozoaires.

J'ai examiné d'autres Mollusques du même ordre : *Sepia officinalis* (sept exemplaires, tous avec Dicyema), *Loligo vulgaris* (quatre exemplaires sans Dicyema), *Rossia macrosoma* (un exemplaire avec Dicyema), *Eledone moschata* (un exemplaire avec Dicyema), *Octopus macropus* (un exemplaire avec Dicyema), *Octopus tetracirrhus* (un exemplaire sans Dicyema) et *Sepiola Rondeletii* (cinquante et un exemplaires, dont cinq avec Infusoires dans le foie, quatre avec Dicyema dans les reins et Infusoires dans le foie, vingt-six sans parasites et seize avec Dicyema seulement).

Je n'ai pas trouvé chez ces Céphalopodes d'autres parasites que des Dicyémides, à l'exception, toutefois, des deux dernières espèces citées, dont le foie contenait une forme particulière d'Infusoire, également nouvelle, et que je décrirai après les parasites de la *Sepia elegans* et de l'*Octopus vulgaris*.

Benedenia elegans, *gen. et sp. nov.*

Les Infusoires parasites de la *Sepia elegans* se trouvent dans les reins de ce mollusque, tantôt seuls, tantôt accompagnés de Dicyema. Dans ce dernier cas les Dicyema sont toujours en petit nombre; c'était du moins le cas pour les Céphalopodes que j'ai examinés.

Je propose de nommer ces Infusoires *Benedenia elegans* : je dédie ce genre au savant embryologiste de l'Université de Liége.

J'ai ouvert sept *Sepia elegans;* dans tous les individus j'ai trouvé des Infusoires, et cinq d'entre eux renfermaient en même temps des Dicyema dans les reins. Ceux-ci sont nouveaux, et leur description fera l'objet d'une prochaine communication.

Ces Infusoires appartiennent au groupe des *Holotriches* et me

paraissent voisins des Opalines; leur corps est allongé, cylindroïde, entièrement couvert de cils vibratiles de même longueur et de même forme sur toute sa surface (pl. XIX, fig. 1).

J'ai étudié ces organismes autant que possible à l'état vivant. Dans ce but je prenais au moyen d'une pipette une goutte du liquide rénal, je la plaçais sur un porte-objet et je couvrais la préparation d'une lamelle à recouvrir. Parfois, afin d'éviter l'évaporation du liquide, je fermais la préparation au moyen d'une bordure de parafine, ou bien j'ajoutais de temps en temps une petite gouttelette d'eau distillée pour remplacer le liquide évaporé.

L'eau de mer a une action funeste sur ces Infusoires, elle les tue rapidement; après s'être gonflé leur corps se désagrège.

J'ai également fait un grand nombre de préparations pour être conservées. La meilleure méthode consiste dans l'emploi de l'acide osmique en solution à 1 p. °/₀, puis coloration par le picrocarmin, le carmin ou le vert de méthyle. L'éosine m'a donné d'assez bons résultats; mais la coloration est trop uniforme, et les noyaux ne se distinguent pas toujours suffisamment du protoplasme environnant. Le carmin et le picrocarmin agissent encore longtemps après que la préparation est achevée et les colorations sont beaucoup plus nettes après quelques semaines que le jour même où la préparation a été faite. Comme liquide conservateur je me suis servi soit de glycérine pure, soit d'un mélange de glycérine et de picrocarmin pour les préparations colorées par ce dernier réactif.

Le vert de méthyle présente le grand avantage de colorer *immédiatement* et d'une façon intense les éléments nucléaires; malheureusement la coloration se perd à la longue, et après quelques mois les noyaux deviennent peu visibles, même si l'on a eu soin d'ajouter à la glycérine une petite quantité de la solution du vert de méthyle.

Ces Infusoires se trouvent parfois en nombre si considérable dans les corps spongieux des *Sepia elegans*, que le liquide rénal, d'habitude hyalin, possède alors une teinte blanchâtre opaque, assez prononcée. Une goutte de ce liquide examinée au micro-

scope montre dans ce cas une si grande quantité de ces *Benedenia*, que l'on ne voit, pour ainsi dire, que quelques traces de liquide.

Le corps est allongé, presque cylindrique et arrondi à l'extrémité postérieure; tout près de l'extrémité antérieure il présente un élargissement plus ou moins prononcé en avant duquel il se rétrécit brusquement, puis s'effile un peu de telle sorte que la partie antérieure du corps est constituée réellement par une tête terminée en avant par une espèce de rostre (pl. XIX, fig. 1).

Dans la plupart des individus ce renflement céphalique est très accentué; mais parfois il n'existe pas ou est très minime; ces différences d'un individu à l'autre proviennent uniquement de l'état de contraction plus ou moins marqué de cette portion du corps chez les individus observés. Lorsque la partie antérieure s'allonge, elle prend les dimensions du reste du corps, ou à peu près, et l'Infusoire semble ne pas posséder de renflement céphalique.

Cette tête est de volume et de forme variables, en raison même de la contractilité qu'elle possède aussi bien que les autres points du corps. Tantôt elle est plus ou moins ovalaire à la coupe transversale; d'autres fois cette coupe affecte la forme d'un losange; ailleurs la tête est plus ou moins sphérique (pl. XIX, fig. 6-7, pl. XX, fig. 7, pl. XXI, fig. 4).

A l'extrémité antérieure de cette tête il y a, peut-être, une petite solution de continuité qui serait la bouche. On distingue parfois en avant un petit trait noir longitudinal (pl. XXI, fig. 5) Je ne puis cependant affirmer que ce soit là une bouche, car je n'ai pu observer l'existence de ce trait d'une façon constante, mais seulement sur un petit nombre d'individus.

Le restant du corps est à peu près cylindrique et de même diamètre transversal; cependant ce diamètre diminue légèrement du renflement céphalique à l'extrémité postérieure d'un même individu.

La longueur et la largeur du corps varient beaucoup d'un Infusoire à l'autre.

Une des *Sepia elegans* que j'ai observées possédait dans ses

reins un grand nombre de parasites, qui avaient des dimensions très considérables. J'ai dessiné (pl. XX, fig. 1) un de ces *Benedenia elegans*. Il présentait diverses particularités, comme du reste les autres Infusoires de cette même *Sepia*. Je parlerai de ces particularités lorsque je m'occuperai du protoplasme, des fibrilles musculaires, des noyaux, etc. Ici je ne veux faire mention que de la grandeur. Cet individu avait une longueur de 1,01 millimètre sur une largeur de 0,09 millimètre à la tête et de 0,05 millimètre près de l'extrémité postérieure. Le plus grand exemplaire trouvé chez cette *Sepia* mesurait pour les mêmes dimensions respectivement : 1,4, 0,044, et 0,022 millimètres; un autre : 1,09, 0,064 et 0,024 millimètre; enfin le plus petit observé avait 0,21, 0,02 et 0,01 millimètre. Chez cette *Sepia* on trouvait naturellement des Infusoires de toutes les grandeurs intermédiaires aux dimensions extrêmes que je viens d'indiquer.

Dans les autres *Sepiae legans* que j'ai examinées, ces Protozoaires n'étaient d'habitude pas aussi grands; parfois la longueur atteignait de 1,05 à 1,09 millimètre; mais d'ordinaire elle variait entre 0,40 et 0,80 millimètre.

Il est vrai que les jeunes individus avaient des dimensions moindres; mais dans les sept *Sepia elegans* que j'ai ouvertes, j'ai trouvé le plus souvent des *Benedenia* de 0,40 à 0,80 millimètre de longueur. Les individus plus petits, plus jeunes, sont en si petit nombre, que sur une préparation l'on n'en rencontre que quelques-uns (pl. XX, fig. 5).

Le maximum de largeur se trouve à la tête, au renflement céphalique, et varie de 0,055 à 0,012 millimètre; près de l'extrémité postérieure du corps la largeur varie entre 0,020 et 0,006 millimètre.

L'aspect général de ces Protozoaires est celui de tous les Infusoires allongés, avec cette différence qu'ici la longueur du corps dépasse celle de beaucoup d'Infusoires connus.

Les *Benedenia* sont doués de mouvements variés qui rappellent à la fois ceux des Dicyémides, et d'autres êtres inférieurs. Ces animaux nagent toujours l'extrémité antérieure dirigée en

avant. Jamais je n'ai vu un de ces organismes se mouvoir en sens inverse, comme c'est le cas chez beaucoup d'Infusoires holotriches. Lorsque l'animal se trouve arrêté par la tête dans son mouvement de progression, il arrive souvent que le reste du corps exécute des mouvements anguilliformes assez lents. D'autres fois, le corps étant courbé plus ou moins, en un ou plusieurs endroits, l'Infusoire avance en ligne droite sans que ces courbures disparaissent. Parfois l'animal tourne sur lui-même tout en progressant. Ces divers mouvements sont dus à l'existence de cils vibratiles et de fibrilles musculaires.

Les cils vibratiles couvrent toute la surface du corps, et sont partout identiques.

Les fibrilles musculaires existent immédiatement sous la cuticule; à la coupe optique elles se présentent comme des points brillants, également espacés, situés tout près de l'enveloppe cuticulaire (pl. XIX, fig. 8). Ces fibrilles sont en fait en petit nombre. Lorsque l'on examine un de ces Infusoires on voit une striation transversale plus ou moins oblique, due aux fibrilles musculaires qui partent de l'extrémité antérieure du corps, contournent ce dernier un *très grand* nombre de fois en décrivant des tours de spire fort serrés, et arrivent à l'extrémité postérieure.

Les extrémités antérieure et postérieure d'un de ces *Benedenia elegans*, vues de face, montrent ces fibrilles comme autant de rayons courbes partant du centre de ces extrémités. Chez cette espèce je n'ai eu qu'une seule fois l'occasion de voir de cette façon l'extrémité antérieure d'un individu; c'était celle d'un de ces grands Infusoires dont j'ai parlé précédemment. A ce point de la partie antérieure du corps, les fibrilles musculaires formaient un véritable tourbillon (pl. XXII, fig. 9). Mais les Infusoires du foie de la *Sepiola Rondeletii* (pl. XXII, fig. 12) m'ont plus d'une fois montré ces détails d'une façon extrêmement nette. Ces parasites du foie ont des fibrilles musculaires dont le trajet est à peu près le même que celui des fibrilles des *Benedenia elegans*. J'aurai, du reste, l'occasion de revenir d'une manière plus spéciale sur ce sujet, lorsque je décrirai ces Protozoaires du foie de la *Sepiola*.

Les fibrilles musculaires des *Benedenia elegans* se montrent comme des lignes transversales, parallèles entre elles, et plus ou moins rapprochées. Ce ne sont pas des lignes droites allant d'un côté à l'autre de l'animal, celui-ci étant supposé couché sur le porte-objet, et examiné dans le sens de sa longueur; mais bien des lignes courbes en forme d'*S* très allongé. Les stries de la face supérieure sont en sens inverse de celles de la face inférieure de l'Infusoire, lorsqu'on regarde ce dernier de profil (pl. XIX, fig. 4, 6, 7).

Si le *Benedenia* se trouve comprimé par le couvre-objet, les deux systèmes de stries deviennent visibles en même temps, sans que l'on ait, pour ainsi dire, besoin d'abaisser ou d'élever le tube du microscope.

Les fibrilles musculaires sont plus ou moins obliques par rapport à l'axe longitudinal de l'animal, non-seulement sur des individus différents, mais encore aux divers points du corps d'un même individu. Ces différences proviennent uniquement de l'état de contraction des fibrilles musculaires; lorsqu'elles se contractent, leur obliquité diminue, et la partie du corps de l'Infusoire où se trouvent ces fibres contractées, devient plus large et plus courte. J'ai parlé précédemment de la grande variation de formes que présente d'un individu à l'autre, la tête de ces *Benedenia elegans;* la cause doit en être attribuée à la contractilité de ces éléments musculaires. Lorsque la tête est large, les fibrilles sont presque transversales; si elle est étroite, ces dernières sont très obliques. Quand les fibrilles sont presque perpendiculaires à l'axe longitudinal de l'Infusoire, la partie qui les renferme se trouve à l'état contracté, ainsi que je l'ai observé maintes fois. Par contre, on peut être certain que dans tous les points où le diamètre transversal d'un de ces individus est petit, relativement à sa taille et aux autres parties corps, les éléments musculaires sont obliques et dans un état de non-contraction, de relâchement et d'autant plus obliques que cet état de relâchement est plus prononcé. Le diamètre transversal est en raison inverse de cette obliquité.

Il arrive que la contraction de ces fibrilles est telle que ces

dernières, sur une plus ou moins grande étendue du corps, sont, pour ainsi dire, perpendiculaires à l'axe longitudinal de l'animal.

Tel est le cas pour l'Infusoire volumineux représenté (pl. XX, fig. 1). Chez cet individu, les stries coupent presque à angle droit l'axe longitudinal et je considère cet Infusoire comme fortement contracté, parce que d'autres *Benedenia* de la même préparation, moins larges, montrent des fibrilles plus obliques. C'est aussi le cas pour certaines têtes larges où la striation est presque transversale (pl. XXI, fig. 4).

Les fibrilles musculaires sont visibles sur le vivant; elles apparaissent alors comme de fines stries noires plus ou moins obliques.

Ces éléments sont, sur le vivant aussi bien que sur les préparations conservées, plus accentués aux bords latéraux de l'Infusoire, ce qui provient de ce que ces fibrilles, en ces points, sont, par suite de leur trajet, vues en double; elles passent en effet de la face supérieure à la face inférieure de l'animal, en contournant le bord latéral de ce dernier; le corps est cylindrique, comme on le sait, et les fibres sont donc vues deux fois.

Je n'ai pas rencontré chez cette espèce, à part l'unique exception que je signale plus loin, de trace de tube digestif, ni d'anus.

Le corps de ces Infusoires est rempli par un protoplasme granuleux. Ce protoplasme renferme des vacuoles, des noyaux, et parfois des corpuscules sphériques particuliers, peut-être de nature graisseuse.

La distinction en un ectosarc et un endosarc est à peine indiquée.

Les vacuoles sont des espaces clairs, sphériques ou ovoïdes parfaitement visibles à l'état vivant (pl. XIX, fig. 1), remplis d'un liquide transparent. Ces vacuoles ne sont pas contractiles; elles existent dans toute l'épaisseur du protoplasme; ce sont de simples cavités remplies de liquide et limitées par le protoplasme. Ce dernier est donc vacuoleux et le nombre de vacuoles est parfois si considérable que celles-ci forment, pour ainsi dire, à elles seules, et avec les noyaux, le contenu circonscrit par la

cuticule de certains individus; et dans ce cas, le protoplasme se trouve réduit à un mince réseau granuleux.

Sur les Infusoires conservés et colorés par les méthodes histologiques (pl. XIX, fig. 3, 4), ces vacuoles sont très apparentes; mais il faut pour cela que le réactif employé afin de tuer ces protozaires ait agi assez rapidement pour conserver au Protoplasme tous ses caractères; sinon ces vacuoles ne se distinguent pas nettement du protoplasme environnant.

Ces vacuoles se montrent dans toute l'étendue du corps de ces animaux; toutefois à la partie antérieure elles sont en moins grande quantité que dans le reste du corps.

Je n'ai rencontré chez aucun de ces parasites ces vacuoles contractiles si caractéristiques qui existent dans la plupart des Infusoires.

Lorsque l'on examine les *Benedenia elegans* à l'état vivant, dans le liquide même du corps spongieux de la *Sepia*, on trouve qu'au milieu du protoplasme granuleux il existe des espaces clairs, sphériques ou ovoïdes; ces espaces sont les vacuoles; mais il est impossible à cet état de voir quelque trace des noyaux qui se trouvent répandus en grande quantité dans toute l'étendue de l'animal (pl. XIX, fig. 1). Afin de rendre ces derniers éléments visibles, l'on est obligé d'avoir recours aux matières colorantes: carmin, picrocarmin, éosine, vert de méthyle, etc.; ils apparaissent alors plus ou moins nets dans le protoplasme et à côté d'eux se montrent les vacuoles claires. Ce qui fait voir que ces taches hyalines à l'état vivant ne sont pas des noyaux, c'est que sur tel Infusoire où on les voyait, on aperçoit à côté d'elles, après l'action d'une matière colorante, les noyaux sous forme de sphères, de rubans ou de bâtonnets (pl. XIX, fig. 3).

Chez ces Infusoires, au lieu d'un noyau unique, on trouve d'habitude une très grande quantité de fragments nucléaires.

Ceux-ci sont excessivement variables quant à leur nombre et à leur forme; de plus, chez un même individu, leur forme n'est pas toujours la même dans les différents points du corps.

Tantôt (pl. XIX, fig. 3) les noyaux, en nombre assez considérable, se présentent comme de petites masses granuleuses, sphé-

riques, colorées en rouge par le carmin; tantôt ces éléments sphériques ou ovalaires ont un contenu parfaitement homogène et les granulations nucléaires semblent s'être fusionnées (pl. XIX, fig. 4). D'autres fois les noyaux granuleux ou homogènes affectent des formes très irrégulières, tout en étant très nombreux (pl. XX, fig. 7). Ailleurs les noyaux sont en petit nombre et sous forme de rubans plus ou moins contournés, et offrant les aspects les plus bizarres (pl. XIX, fig. 2). Ces cordons de substance nucléaire émettent çà et là des prolongements simples ou bifurqués, reliant entre eux ces divers éléments ou tout au moins une partie d'entre eux.

J'ai dessiné quelques-uns de ces Infusoires avec noyaux rubaniformes. Dans l'un (pl. XX, fig. 6) les cordons nucléaires sont relativement petits et étroits, et çà et là se trouvent des fragments de noyaux en forme de bâtonnets ou de granulations plus ou moins grosses.

Chez un autre *Benedenia* (pl. XX, fig. 5) plusieurs de ces éléments présentent des commissures parfois très ténues les reliant entre eux; beaucoup affectent la forme de masses allongées s'effilant à l'une ou aux deux extrémités; en outre l'on peut voir que certains d'entre eux sont à la suite l'un de l'autre, comme s'ils avaient fait partie d'un noyau unique qui se serait divisé ultérieurement en plusieurs fragments, ces fragments restant l'un près de l'autre. Un troisième Infusoire (pl. XIX, fig. 2) montre des cordons nucléaires plus volumineux et étranglés en certains points, indice peut-être d'une division future.

Ces noyaux ou fragments de noyaux affectent les formes les plus étranges. J'ai figuré (pl. XIX, fig. 10, 11, 15) quelques-uns de ces noyaux qui donneront une idée des aspects singuliers que peuvent prendre ces éléments chez les *Benedenia elegans*.

Ces Infusoires dessinés ont été colorés par le vert de méthyle. Ce réactif présente sur le carmin et le picrocarmin (tout au moins pour les organismes qui nous occupent actuellement) cet avantage de colorer immédiatement en vert la substance nucléaire. Les préparations faites avec les deux dernières substances colorantes ne peuvent être utilisées qu'après quelques

jours ; toutefois après quelques heures, les noyaux sont déjà légèrement colorés, pas suffisamment cependant pour qu'on puisse en voir tous les détails.

Il est rare que l'on rencontre un noyau unique occupant toute l'étendue du corps de l'animal. Sur toutes les préparations que j'ai faites, je n'ai rencontré qu'une seule fois ce cas. Chez ce *Benedenia* (pl. XX, fig. 2), le noyau se présentait sous forme d'un long cordon s'étendant de l'extrémité postérieure à l'extrémité antérieure du corps. Il était plus ou moins contourné et replié sur lui-même. En certains points il présentait des prolongements tantôt volumineux, tantôt amincis et de formes très variées. Ce noyau semblait s'arrêter à la tête et être remplacé par de fortes granulations; mais autant que j'ai pu m'en convaincre, ces granulations étaient reliées entre elles et au noyau par de fines traînées de substance nucléaire. Il n'y avait donc ici qu'un seul noyau occupant toute la longueur de l'Infusoire.

Les noyaux ne varient pas seulement de forme d'un individu à l'autre, mais encore d'un point à un autre d'un même Infusoire. C'est ainsi qu'un de ces Protozoaires (pl. XXII, fig. 8) peut renfermer des noyaux rubanés dans la partie postérieure, noyaux rubanés qui passent peu à peu à des noyaux sphériques et ovoïdes, de telle sorte que dans le reste du corps l'on ne trouve plus que des noyaux affectant ces dernières formes.

Chez cet individu, l'extrémité postérieure se trouvait séparée du corps par un étranglement complet, et c'était surtout dans cette partie que se trouvaient les noyaux rubanés. On pourrait objecter ici que la forme de ces noyaux tient peut-être à cet état de division de la partie postérieure du corps.

A cela je répondrais que toutes les observations que j'ai faites n'ont pu me donner la certitude de l'existence d'une relation quelconque peut exister entre la segmentation du corps et la forme des noyaux. J'aurai du reste l'occasion de revenir sur ce point, lorsque je parlerai de la multiplication de ces Infusoires.

On peut dire que d'ordinaire la tête contient, proportionnellement, moins de noyaux que le reste du corps; cependant on observe quelques cas dans lesquels c'est l'inverse qui a lieu.

Le nombre des noyaux ou plutôt la quantité de substance nucléaire que possède un de ces *Benedenia elegans*, varie quelque peu d'un individu à l'autre, si l'on compare, bien entendu, des Infusoires de même taille; mais, règle générale, cette quantité est d'autant plus grande que l'animal examiné est plus grand.

Je me sers avec intention de l'expression *quantité de substance nucléaire*. Je ne puis ici employer le mot *noyaux*, car les différents corpuscules sphériques, ovoïdes, rubanés, etc. (appelés précédemment noyaux pour la facilité de la description), qui se colorent en rouge par le carmin, sont plus ou moins nombreux suivant la forme qu'affectent ces éléments. Ce ne sont point des noyaux distincts, mais bien des fragments d'un seul et unique élément nucléaire, dans le sens que M. Édouard Van Beneden a attaché à ce terme.

En examinant une série d'individus bien conservés, et surtout bien colorés (et ici c'est le picrocarmin qui est préférable, le vert de méthyle disparaissant à la longue des préparations faites avec ce réactif), on trouve tous les passages entre ces Infusoires à un seul élément nucléaire et ceux pourvus d'un grand nombre de ces éléments. Chez l'un (pl. XX, fig. 2) il n'existe qu'un seul noyau sous forme d'un cordon ou d'un ruban plus ou moins compliqué; chez un autre (pl. XIX, fig. 2), ce noyau unique est remplacé par un petit nombre de corps nucléaires allongés. Un troisième (pl. XX, fig. 6) en montre une quantité plus considérable; enfin un quatrième (pl. XIX, fig. 3, 4) ne possède plus que de petites masses granuleuses ou homogènes de formes variées et en nombre très considérable. L'observation fait voir d'ailleurs que dans ces divers cas il s'agit de fragments d'un même noyau.

Certains Infusoires se montrent particulièrement favorables pour une pareille recherche, et l'on peut constater chez eux les passages entre les noyaux en rubans et les noyaux sphériques (pl. XXII, fig. 8).

Dans cet Infusoire l'on voit que des noyaux de l'extrémité postérieure, de forme plus ou moins allongée, présentent des

prolongements très ténus; ces prolongements diminuent, puis se fondent dans la masse du noyau et l'on a un élément sphérique ou ovoïde.

Chez d'autres individus l'on observe que dans tel noyau rubané une des branches de bifurcation tend à se séparer du corps principal du noyau (pl XX, fig. 2), et n'est plus reliée à ce dernier que par un mince filet de substance nucléaire. Ailleurs cette faible commissure s'est rompue et la branche de bifurcation conserve un reste du lien qui la rattachait au noyau. Dans certains points cette portion détachée retire à elle ce mince filament nucléaire et prend une forme allongée ou sphérique. D'autres fois ce fragment du noyau se divise à son tour en deux en s'étranglant par le milieu (pl. XIX, fig. 12*a*); les deux moitiés tirent à elles la substance nucléaire; bientôt elles ne sont plus réunies que par une très faible quantité de substance (p. XIX, fig. 12*b*), puis elles se séparent à la fin et s'arrondissent plus ou moins. Il n'est pas rare de rencontrer des fragments de forme ovoïde (pl. XIX, fig. 12*c*) présentant en un point un petit prolongement, indice d'une division antérieure. Dans certains cas un ou plusieurs fragments nucléaires ont un aspect moniliforme ou sont seulement étranglés de distance en distance. Lorsque ces segmentations se répètent dans toute l'étendue du noyau, on arrive à avoir un grand nombre d'éléments nucléaires qui ne sont en réalité que des portions d'un seul et unique noyau.

Il semble donc que ce dernier, chez ces Infusoires, possède des propriétés particulières. A l'état vivant le noyau ne serait pas un élément fixe et immobile, mais un èlément doué de mouvements amœboïdes en vertu desquels il s'étire, émet des prolongements, et se divise en fragments qui s'arrondissent et peuvent, sans aucun doute, se fusionner pour reconstituer un noyau unique.

Le protoplasme du corps des *Benedenia elegans* contient enfin des corpuscules sphériques particuliers. Ils n'existent pas chez tous les individus; je ne les ai observés que chez les Infusoires de deux *Sepia elegans*. Ils sont visibles à l'état vivant (pl. XXI, fig. 4), et se présentent alors comme de petites sphères à contours très foncés et très nets. Ils sont d'habitude en nombre très

considérable et peuvent parfois occuper, pour ainsi dire, toute la place que devrait posséder le protoplasme. Ils sont répandus un peu partout, souvent réunis en amas, quelquefois assez clairsemés et dans les points où ils sont rares, l'on distingue des taches claires : les vacuoles. La tête en contient ordinairement peu, quelquefois même pas du tout.

Ces éléments se colorent en noir par l'acide osmique, et cette réaction semble indiquer qu'ils sont de nature grasse, d'autant plus qu'à l'état vivant ils ont l'aspect de corpuscules de graisse, c'est-à-dire qu'ils ont une coloration légèrement jaunâtre, un contour très noir, et sont fort réfringents.

La plupart des Infusoires volumineux trouvés dans la *Sepia*, qui renfermait l'individu que j'ai représenté pl. XX, fig. 1, contenaient de ces corpuscules. L'Infusoire dessiné montre dans les deux tiers postérieurs du corps une telle quantité de ces corpuscules, colorés en noir par l'acide osmique, que c'est à peine si l'on distingue encore le protoplasme. Dans le tiers antérieur l'on ne distingue pas un seul de ces corpuscules, on ne trouve que des vacuoles claires, disséminées dans le protoplasme; cependant celles-ci doivent exister dans toute l'étendue de l'animal. Je n'ai pu, chez cet individu, apercevoir d'une façon positive des traces de noyaux. Que je n'aie pas vu ces éléments dans les deux tiers postérieurs, cela s'explique parfaitement par le peu de clarté de la préparation en ces points. Quant à la partie antérieure, il est possible que certains noyaux aient pris par l'action de l'acide osmique un aspect analogue à celui des vacuoles. Je dois ajouter que cette partie antérieure avait pris par l'action du réactif une teinte sombre, ce qui a pu m'empêcher de trouver les noyaux. Mais chez d'autres Infusoires de la même préparation (pl. XIX, fig. 5), j'ai parfaitement vu les trois sortes d'éléments : les vacuoles claires, les noyaux assez foncés sous forme de bâtonnets ou de granulations et les corpuscules sphériques, un peu moins sombres que les noyaux.

La distinction des éléments nucléaires en noyau (endoplaste) et nucléole (endoplastule) n'est pas possible; du moins n'ai-je pu, vu le grand nombre habituel d'éléments nucléaires, m'assurer de la présence de ces deux corps.

REPRODUCTION.

Le seul mode de reproduction que j'aie observé chez ces organismes est la division transversale.

Près de l'extrémité postérieure du corps apparaît un sillon transversal qui s'accentue de plus en plus et finit par séparer de l'Infusoire une portion plus ou moins grande de son être. D'habitude, si pas toujours, cette portion est plus longue que large. Ce segment ne se détache pas immédiatement de l'individu-mère ; mais reste adhérent à ce dernier pendant un certain temps.

On rencontre fréquemment dans une préparation des Infusoires traînant après eux trois, quatre, cinq, six et même huit segments situés l'un derrière l'autre.

Il s'agit de savoir comment a lieu cette segmentation. Il peut se faire que les segments proviennent de la division d'un grand segment unique ou de divisions successives de l'extrémité postérieure de l'Infusoire.

Dans le cas le moins prononcé que j'ai vu (pl. XIX, fig. 2), l'extrémité postérieure présentait trois étranglements successifs, très faibles, premiers indices, sans doute, de divisions transversales qui sépareront de l'individu-mère trois segments. Les noyaux, rubanés, ne montraient que de faibles traces de division au niveau des étranglements.

Les autres Infusoires en voie de division (à part les quelques cas particuliers que je citerai plus loin) peuvent être rangés en deux catégories. La première se compose des Infusoires dont les segments sont un peu plus longs que larges, et la seconde de ceux dont les segments sont deux, trois ou quatre fois aussi longs que larges (pl. XIX, fig. 14 et 17). Les segments libres se placent dans l'une ou l'autre de ces deux catégories. Lorsqu'il s'est formé un ou plusieurs segments allongés, ceux-ci peuvent se diviser à leur tour et donner par segmentation un nombre double de jeunes Infusoires. Tel est le cas pour le *Benedenia* dessiné planche XX, figure 4. L'observation des deux derniers segments montre que

primitivement il y avait sans doute quatre grands segments formés l'un après l'autre ou par division d'une portion séparée tout d'abord. Ces quatre portions se sont divisées en deux, de façon à former quatre paires de fragments. Chose curieuse, il y en a quatre grands et quatre petits alternant régulièrement entre eux. J'ai observé cette alternance deux autres fois pour six et sept segments. Parfois, mais rarement, l'on rencontre des *Benedenia* (pl. XXII, fig. 7), dont une grande partie du corps est séparée du reste par un sillon transversal. Ces grands segments ne se distinguent en rien des petits observés.

La comparaison des différents cas que j'ai vus me fait croire que le premier sillon qui apparaît sépare, sans toutefois la détacher (pl. XXII, fig. 7), une portion assez considérable du corps et que cette portion se divise ultérieurement en deux, puis en quatre segments qui à leur tour subissent chacun un fractionnement en deux; il en résulte des chaînes de jeunes Infusoires, attachées à l'extrémité postérieure du corps de la mère.

Le cas cité précédemment, où il y avait trois sillons à l'extrémité postérieure du corps, n'a été rencontré qu'une seule fois, et dépend probablement de ce que le dernier segment s'était accidentellement détaché du pénultième.

J'ai cherché à voir quel rôle jouent les noyaux dans l'acte de la multiplication; mais je ne suis arrivé à aucun résultat positif. Dans plusieurs cas les segments possédaient des noyaux en forme de corpuscules sphériques ou irréguliers, tandis que l'individu-mère montrait des éléments rubaniformes et allongés (pl. XX, fig. 4). Par contre, dans d'autres cas, les segments comme l'individu-mère n'ont que des noyaux sphériques (pl. XIX, fig. 17). Ailleurs il n'existe que des noyaux en forme de cordons. Ce dernier cas n'a été observé qu'une fois (pl. XXII, fig. 8).

Les noyaux sont souvent réunis en amas irréguliers et leur nombre varie beaucoup d'un segment à l'autre. Je puis dire d'une façon certaine que dans l'immense majorité des cas que j'ai observés, j'ai trouvé des noyaux sphériques et nombreux dans les divers segments, que ceux-ci fussent courts ou allongés (pl. XIX, fig. 9-17). Il semble, par la comparaison des différents

Infusoires examinés, que le noyau se fragmente en morceaux relativement petits, soit avant que la segmentation ait lieu, soit au moment même où la segmentation se fait.

L'organisation des segments libres est identique à celle des individus entiers; on y trouve protoplasme, noyaux, vacuoles, fibrilles musculaires, et cils vibratiles semblables à ceux de ces derniers.

Ces fragments, après s'être isolés nagent librement dans le liquide du corps spongieux du Céphalopode, et l'on rencontre toujours dans une préparation un certain nombre de ces jeunes Infusoires à l'état de liberté. Parfois aussi ces segments s'observent au nombre de trois, quatre, cinq et sept, encore attachés l'un à l'autre et se mouvant dans le liquide ambiant (pl. XIX, fig. 16, 13). Tantôt les segments, qu'ils soient libres ou adhérents à l'individu-mère, sont nettement séparés l'un de l'autre et ne sont reliés entre eux que par des traces de substance protoplasmique; tantôt ils sont à un état de division moins avancé (pl. XIX, fig. 13). Ces segments sont d'habitude ovoïdes; ils sont plus ou moins allongés et leur extrémité antérieure est généralement plus effilée que leur extrémité postérieure.

J'ignore quand ces parties séparées par étranglement se détachent de l'individu-mère. Jamais je n'ai vu l'une d'elles se séparer sous mes yeux, et il est difficile de dire d'une façon précise quand cette séparation se fait. Dans les préparations l'on rencontre toujours des segments isolés ou réunis en chaîne; mais ils peuvent très bien avoir été séparés mécaniquement lorsqu'au moyen d'une pipette on a pris une partie du liquide des corps spongieux de la Seiche. Ce qui me fait supposer qu'ils peuvent cependant se détacher naturellement lorsqu'ils ont une petite taille (pl. XIX, fig. 14), c'est que souvent, sur des Infusoires pourvus de segments bien séparés du corps par des sillons transversaux, on voit le dernier segment exécuter des mouvements de rotation autour de son axe, tandis que le *Benedenia* avance sans tourner sur lui-même; ce segment semble vouloir se détacher du corps de la mère et, par ses mouvements de rotation, briser le faible lien qui le retient encore à celle-ci.

La division ou segmentation transversale ne se passe pas uniquement près de l'extrémité postérieure du corps. J'ai eu l'occasion d'observer (rarement il est vrai) des divisions à la partie antérieure du corps.

Ces cas n'ont été vus que sur des individus conservés; mais les préparations étaient si nettes qu'il ne s'agissait certainement pas ici de division accidentelle ou apparente, résultant, par exemple, d'une torsion du corps. Un de ces Infusoires (pl. XXII, fig. 7) montrait deux sillons complets divisant le corps en trois parties. La partie antérieure, comprenant un peu moins du quart de la longueur totale du corps, était courte, mais très large, ne présentant rien de particulier quant à ses parties constituantes. La portion moyenne était la plus longue; le segment postérieur avait environ le tiers de la longueur et était semblable aux deux autres. Le petit nombre des cas dans lesquels j'ai observé la présence de divisions dans la partie antérieure du corps de ces Infusoires ne me permet pas d'en parler plus longuement.

Chez un autre exemplaire (pl. XIX, fig. 2) la partie antérieure semblait vouloir se détacher par étranglement transversal. Cet étranglement a été observé immédiatement après l'action de l'acide osmique; je ne saurais dire s'il s'agit ici d'une division commençante ou d'une forte contraction locale, déterminée par le réactif employé.

Le nombre d'individus jeunes, intermédiaires entre les segments et les individus âgés, m'a toujours paru très restreint et je n'ai eu que quelquefois l'occasion d'examiner des individus tels que celui de la figure 3, planche XX.

Avant d'aborder la description des Protozoaires parasites des reins de l'*Octopus vulgaris*, je dois dire quelques mots d'un Infusoire très curieux que j'ai observé chez une *Sepia elegans*. L'individu dont il s'agit (pl. XXII, fig. 6) avait une longueur de 0,52 millimètre et une largeur maximum (vers le milieu du corps) de 0,12 millimètre; à la partie postérieure la largeur n'était plus que de 0,026 millimètre.

La forme du corps rappelle celle de *B. elegans*, avec cette

différence que la moitié antérieure est beaucoup plus large et plus volumineuse que l'autre moitié.

Le protoplasme non vacuoleux renferme un grand nombre de petits éléments nucléaires de diverses formes. Les fibrilles musculaires, à peu près transversales dans la partie antérieure du corps, deviennent plus obliques dans la partie postérieure qui, comme je l'ai dit plus haut, est très étroite.

Mais ce qu'il y a d'étrange chez cet individu, c'est qu'à l'*intérieur même du corps on distingue une sorte de canal longitudinal particulier.*

De l'extrémité postérieure de l'Infusoire (pl. XXII, fig. 6, *a*) partent deux lignes à peu près parallèles, distantes de 0,006 millimètre, qui se dirigent vers la partie moyenne du corps. Ces deux lignes vont en s'écartant l'une de l'autre; arrivées vers le milieu du corps, elles se recourbent plusieurs fois en décrivant une double circonvolution; entre elles existe un double système de stries identiques à la striation musculaire de l'Infusoire. Ces stries, *très obliques* dans les parties rétrécies de ce canal (?), deviennent de plus en plus transversales à mesure que la distance entre les lignes augmente. Dans les circonvolutions on observe une striation plus ou moins transversale, difficile à observer en certains points. A l'endroit où se trouvent ces circonvolutions, il semble y avoir une ouverture dans la cuticule de l'Infusoire; mais je ne puis affirmer son existence d'une façon positive, cette partie de l'animal étant assez obscure dans la préparation.

Ce qui montre d'une manière certaine que les deux lignes en question se trouvent à l'intérieur même de l'Infusoire, c'est qu'on les observe *entre* les deux systèmes de fibrilles musculaires de ce dernier, en élevant, puis en abaissant le tube du microscope.

De quoi s'agit-il ici? L'explication la plus vraisemblable est que ces lignes sont les bords d'un tube longitudinal s'ouvrant à la surface du corps, dans la partie antérieure de l'Infusoire. Ce canal s'étendrait dans la plus grande partie de la longueur du corps; il serait tapissé intérieurement par une cuticule pour-

vue à sa face externe d'une couche musculaire apparaissant sous forme de fibrilles semblables à celles de la paroi du corps de l'animal.

En avant ce tube décrirait quelques circonvolutions (?) et déboucherait à la face ventrale de l'animal. On se trouverait donc ici en présence d'*un tube digestif* pourvu d'une *paroi contractile.*

Parmi les milliers d'Infusoires que j'ai observés chez la *Sepia elegans*, c'est *le seul* individu qui m'ait montré ces particularités. Il faudrait donc le séparer des *Benedenia elegans,* car la présence d'un tube digestif suffit pour l'éloigner non seulement de l'espèce citée, mais encore du genre et de la famille. Toutefois je crois prudent de laisser à d'autres observateurs le soin de décider d'une façon certaine s'il s'agit bien ici d'un parasite de la *Sepia.*

Il est possible, en effet, que cet individu ait été apporté par l'eau de mer et se soit mêlé accidentellement aux Infusoires provenant de la *Sepia* que j'examinais à ce moment.

BENEDENIA CORONATA, *gen. et sp. nov.*

Je propose de désigner sous le nom de *Benedenia coronata* les Infusoires parasites des corps spongieux de l'*Octopus vulgaris.*

J'ai ouvert quatre *Octopus vulgaris :* deux ne renfermaient pas d'Infusoires, mais seulement des *Dicyema*; le troisième contenait des Infusoires, mais pas de Dicyema; enfin, dans le dernier, il n'y avait ni Infusoires ni Dicyema.

Cette espèce (pl. III, fig. 1) très voisine du *B. elegans,* se distingue à première vue par le grand développement des cils vibratiles dans la partie la plus large du renflement céphalique. Ces cils forment autour de la tête une véritable couronne parfaitement visible à un faible grossissement (pl. XX, fig. 8 et pl. XXII, fig. 2).

Les mouvements de ces Infusoires rappellent ceux de l'espèce

précédente. Souvent ils sont fixés par la tête entre les cellules du rein; ils décrivent alors des mouvements anguilliformes.

Le nombre des Infusoires chez cet *Octopus* était si considérable qu'il y avait, pour ainsi dire, plus d'Infusoires que de liquide dans la cavité du rein.

Leur taille est à peu près celle des parasites de la *Sepia*.

Leur corps a une forme semblable à celle des *B. elegans*; toutefois la tête est ordinairement plus losangique à la coupe transversale; parfois elle présente un aspect plus ou moins polygonal dû à la contraction des fibrilles musculaires à ce niveau.

Les cils vibratiles à la partie moyenne de la tête sont plus longs et plus nombreux qu'en tout autre point du corps. Les cils de la tête vont en diminuant de longueur à mesure qu'on les examine plus près de l'extrémité antérieure.

Les cils vibratiles et les fibrilles musculaires examinés sur le vivant, sont parfois de moins en moins visibles à mesure que l'on se rapproche de l'extrémité postérieure.

Les fibrilles musculaires sont identiques à celles du *Benedenia elegans*.

Je n'ai pas observé de trace de bouche ni de tube digestif.

Le protoplasme peu vacuoleux ne présente rien de particulier.

Les noyaux affectent les formes les plus variées; ils sont sphériques, ovoïdes, rubanés, etc.; leurs variations sont semblables à celles que l'on rencontre chez l'Infusoire de la *Sepia elegans*. Cependant les noyaux sont rarement filiformes. Tantôt les noyaux sphériques sont répandus en assez grand nombre dans toute l'étendue du corps, tantôt il n'y a qu'un petit nombre de noyaux rubanés, disséminés çà et là. D'habitude la tête renferme peu de noyaux.

La quantité de substance nucléaire chez cette espèce varie beaucoup d'un individu à l'autre; généralement elle n'est pas très considérable; mais parfois (pl. XXII, fig. 1) cette quantité est telle qu'on ne distingue, pour ainsi dire, plus de trace du protoplasme, si ce n'est dans le renflement céphalique.

J'ai obtenu une préparation dans laquelle presque tous les Infusoires renferment une quantité de substance nucléaire à peu près aussi grande que celle de l'individu dessiné.

Ce dessin n'est pas entièrement exact et voici en quel sens. La préparation a été colorée par le carmin, et les noyaux se sont fortement imprégnés de ce réactif, au point de rendre peu visibles ceux d'entre eux situés dans les partie profondes; le dessin ne reproduit pas *la forme exacte de tous les noyaux;* autant que possible je les ai dessinés tels que je les ai observés; mais dans les points obscurs j'ai figuré des noyaux semblables à ceux que je voyais en d'autres points.

Les *Benedenia coronata* se multiplient également par segmentation transversale de la partie postérieure. J'ai représenté une de ces divisions (pl. XXI, fig. 6), et quelques segments observés à l'état libre dans le liquide du rein de l'*Octopus*. Ces derniers (pl. XX, fig. 10-11, et pl. XXI, fig. 7) n'offrent rien de particulier; à l'état vivant on distingue très bien les vacuoles non contractiles du protoplasme. Les jeunes individus ont d'ordinaire l'extrémité antérieure plus pointue et plus volumineuse que l'extrémité postérieure. La couronne ciliaire ne se montre que sur des individus relativement grands (pl. XX, fig. 9). Je n'ai jamais vu de chaîne de segments chez cette espèce; il est vrai que je n'ai eu qu'une seule fois l'occasion de rencontrer un *Octopus vulgaris,* renfermant de ces Infusoires dans ses reins. D'après les cas de division observés, je crois que les segments, au moment de leur séparation de l'individu-mère, possèdent une taille plus grande que les segments du *Benedenia elegans.*

Quelle place doivent occuper ces parasites de la *Sepia elegans* et de l'*Octopus vulgaris* dans la classe des Infusoires?

Les caractères des cils vibratiles leur assignent naturellement leur place dans le sous-ordre des *Holotriches*, et l'absence de tube digestif nous détermine à les ranger dans la famille des *Opalinides.*

Le fait que chez ces Infusoires, surtout chez le *B. elegans*, il existe tantôt un seul noyau, tantôt un grand nombre de ces éléments, montre, je crois, que les caractères tirés de la présence d'un noyau unique ou de plusieurs noyaux, ne peuvent être pris en considération pour la délimitation des espèces ou des genres,

quand il s'agit, bien entendu, de cas analogues à celui en présence duquel nous nous trouvons actuellement.

Les Infusoires dont je vais donner ci-après la description viennent apporter une nouvelle preuve à l'appui de cette opinion.

Infusoires parasites du foie de la *Sepiola Rondeletii* et de l'*Octopus tetracirrhus*.

Opalinopsis Sepiolae.

Le foie de la *Sepiola Rondeletii*, si abondante dans le golfe de Naples, renferme des Infusoires particuliers qui n'ont pas encore été signalés. Je propose de les désigner sous le nom de *Opalinopsis Sepiolæ*.

Sur cinquante et une *Sepiola* que j'ai ouvertes, neuf contenaient ces Infusoires dans leur foie. Ces parasites ont une forme ovoïde à grosse extrémité dirigée en avant. Cette extrémité est tantôt arrondie, tantôt plus ou moins pointue (pl. XXII, fig. 4).

La taille très variable est petite. Certains individus ont jusque 0,120 millimètre de long sur 0,062 millimètre de large près de l'extrémité antérieure, et 0,044 millimètre près de l'extrémité postérieure. D'autres n'ont que 0,060, 0,030 et 0,030 millimètre pour les mêmes dimensions. Ces limites extrêmes peuvent parfois être dépassées en sens positif pour les premières, et en sens négatif pour les secondes. On trouve naturellement toutes les grandeurs intermédiaires entre les grands et les petits individus.

Le nombre des Infusoires que renferme un foie de *Sepiola* est parfois si considérable, que lorsqu'on prend un peu de substance de ce dernier, et qu'on examine au microscope, on distingue à peine les cellules du foie, on ne voit que des Infusoires.

Le corps est couvert sur toute sa surface de cils vibratiles courts, ayant partout la même longueur.

Jamais on n'observe un de ces animaux nageant ayant l'extrémité postérieure dirigée en avant. En même temps qu'un

de ces Protozoaires avance, il exécute des mouvements de rotation sur lui-même autour de son grand axe. Ces parasites ne montrent pas de trace de bouche, ni de tube digestif.

La cuticule est mince et à sa face interne se trouve une couche de fibrilles musculaires, possédant un trajet semblable à celui de ces mêmes éléments chez le *Benedenia elegans*, c'est-à-dire que les fibrilles en petit nombre, partent de l'extrémité antérieure du corps, décrivent quelques tours de spire autour de ce dernier et s'arrêtent à l'extrémité postérieure (pl. XII, fig. 4).

Elles déterminent une striation oblique; les stries ont la forme d'*S* allongés et sont plus espacées que chez les parasites de la *Sepia*. J'ai eu plusieurs fois l'occasion d'examiner de face, soit le pôle antérieur, soit le pôle postérieur d'un de ces Infusoires de la *Sepiola*. Les fibrilles se présentent alors comme des rayons courbes, partant d'une même partie centrale, tout comme chez le *B. elegans* (pl. IV, fig. 12).

Ces éléments sont parfois très nets et très volumineux (pl. XXII, fig. 10 et 11). Dans l'exemple figuré il s'agit d'une partie d'un Infusoire déchiré; les fibrilles musculaires ont été mises à nu, et comme la préparation a été colorée par le picrocarmin, elles se présentent sous forme de lignes rougeâtres très accentuées.

Ce sont bien ici les fibrilles qui doivent être considérées comme les parties *contractiles* et non les bandelettes claires, limitées par ces stries obscures. Je ne puis admettre pour ces Infusoires les idées de Zeller (1), relatives à la place des éléments musculaires chez l'*Opalina ranarum*. Pour lui les fibrilles ne seraient pas les éléments musculaires, mais ceux-ci seraient représentés par les bandelettes incolores, séparées par ces fibrilles. Je n'ai pas eu l'occasion d'employer la méthode de dissociation signalée par Zeller, mais sur une de mes préparations j'ai rencontré un Infusoire écrasé, déchiré qui montrait les fibrilles d'une façon très nette.

Avec un objectif assez fort, on les voyait sous forme de lignes

---

(1) Zeller. *Unters. üb. die Fortpflanz. der Opalinen.* Zeit. f. wiss. Zool. Bd 29. p. 354.

obliques; mais l'examen avec l'objectif 10 Im. Hart. m'a montré que ces fibrilles sont très considérables (pl. XXII, fig. 10), trop considérables pour pouvoir être prises comme les lignes de suture des bandelettes musculaires de Zeller.

Elles ne sont pas droites; tantôt elles sont ondulées, tantôt forment des lignes brisées. A la fibrille la plus voisine de la déchirure adhérait un fragment de la cuticule et une petite quantité de substance protoplasmique (pl. XXII, fig. 10, *a*).

Ce qui me semble indiquer d'une façon évidente que ces fibrilles sont bien les éléments musculaires, c'est d'abord leur aspect, leur réfringence, leur coloration en rose par le carmin, leurs fortes dimensions (dans le cas qui nous occupe), puis ce fait que leur épaisseur diminue vers les deux extrémités de l'Infusoire, et enfin qu'à la coupe optique ces fibrilles apparaissent comme des points équidistants, placés en dedans de la cuticule et rappelant les éléments musculaires, découverts chez les Grégarines par M. Éd. Van Beneden (1).

La distinction en un ectosarc et un endosarc est à peine indiquée.

Le protoplasme, finement granuleux, renferme beaucoup de grosses granulations foncées et des vacuoles non contractiles, visibles sur le vivant. Un caractère général est qu'à la partie antérieure ces granulations se trouvent accumulées en un amas assez considérable (pl. XXII, fig. 4), divisant ainsi le contenu protoplasmique en deux parties, une antérieure obscure et fortement granuleuse, et une postérieure plus claire et finement granuleuse. Ces granulations se colorent en noir par l'acide osmique.

Les noyaux montrent la même variabilité de forme et de nombre que chez les Infusoires des reins de la *Sepia elegans*. Ils se colorent fortement en rouge par le carmin et le picrocarmin; le vert de méthyle est également un bon réactif pour déceler leur présence.

---

(1) Éd. Van Beneden, *Sur la structure des Grégarines*, Bull. de l'Acad. roy. de Belg. 2e série, tome XXXIII.

Tantôt on trouve plusieurs noyaux sphériques disséminés dans le protoplasme; leur contenu est granuleux ou homogène (pl. XXI, fig. 2); tantôt ces noyaux sphériques se réunissent et s'accolent sans toutefois se fusionner (pl. XXI, fig. 3). Ailleurs la fusion s'opère et le noyau qui en résulte montre encore des indices des corpuscules qui ont servi à le former (pl. XXI, fig. 5). D'autres fois ces éléments en nombre très considérable, homogènes, sphériques ou en bâtonnets (pl. XXI, fig. 9, pl. XXII, fig. 5), occupent la partie centrale de l'animal.

Mais la forme la plus intéressante que présentent ces éléments est la forme de réseau.

Beaucoup d'individus montrent un véritable réseau nucléaire, visible seulement sur les préparations conservées (pl. XXI, fig. 11), situé en dessous de la cuticule, donc superficiel, et enveloppant de ses mailles tout le protoplasme, de telle sorte que sur l'Infusoire vu de profil on trouve une couche nucléaire supérieure et une couche inférieure. Ce réseau est constitué par des traînées de granulations colorées en rouge par le carmin. Ces traînées se réunissent en certains points, et aux endroits de réunion les granulations s'accumulent de façon à former de petits amas plus ou moins volumineux et de diverses formes. Les filaments nucléaires sont très variables quant à leur volume et à leur trajet.

Dans d'autres cas, l'on se trouve en présence d'un de ces réseaux nucléaires en train de se disloquer, ou sur le point de se former (pl. XXI, fig. 8). Dans ces cas, certains amas sont sphériques et rappellent les noyaux des autres Infusoires (pl. XXI, fig. 2). D'autres amas granuleux ne se trouvent pas réunis entre eux par des filaments nucléaires. Ceux-ci sont brisés ou incomplets, mais existent pourtant, et souvent deux d'entre eux sont excessivement voisins l'un de l'autre, comme s'ils venaient de se séparer ou étaient près de se souder.

Ailleurs on se trouve certainement en présence d'un de ces réseaux en voie de dislocation. Les amas granuleux ont tous une forme polygonale, les filaments qui subsistent encore sont bien nettement caractérisés, mais les amas ne sont plus tous reliés par des traînées granuleuses (pl. XXI, fig. 10).

La comparaison des figures que je donne (pl. XXI, fig. 8, 10, 11), montrera à l'évidence ces différents points.

On peut tirer de ces divers exemples la conclusion que ces Infusoires possèdent un noyau unique et très volumineux, qui jouit de la propriété de se fragmenter dans certains cas en parties plus ou moins considérables, sphériques ou non, homogènes ou granuleuses; que les noyaux qui en résultent passent à l'état sphérique et granuleux, puis que les granulations nucléaires qui composent ces noyaux sont douées de motilité et peuvent se grouper de façon à former un noyau unique en forme de réseau, réseau qui se fragmentera à un moment donné.

Le noyau, tout comme chez le *B. elegans*, possède donc des mouvements amœboïdes en vertu desquels il peut se diviser en fragments capables de se souder ultérieurement, prendre les formes les plus diverses, et apparaître tantôt à l'état granuleux, tantôt à l'état homogène.

Dans quelles circonstances se manifeste cette activité nucléaire? Je l'ignore, car je n'ai pu suivre complètement les phénomènes de multiplication par division directe, ni ceux de conjugaison.

Je crois que l'on peut généraliser pour beaucoup d'Infusoires à noyaux nombreux et variables, les faits que j'ai observés chez les Protozoaires parasites de la *Sepia elegans*, de l'*Octopus vulgaris* et de la *Sepiola Rondeletii*.

La quantité de substance nucléaire chez les *Opalinopsis sepiolae* varie beaucoup d'un individu à l'autre, et parfois l'on trouve des Infusoires entièrement bourrés de corps nucléaires.

Les Infusoires de la *Sepiola* se multiplient par segmentation transversale du corps. Les deux moitiés ne sont pas de même longueur (pl. XXI, fig. 14 et 15), la postérieure est plus courte que l'antérieure.

Les noyaux ne m'ont rien montré de spécial.

Je n'ai rencontré que quelques cas de division.

Dans l'un (pl. XXI, fig. 15), les noyaux homogènes, sphériques et ovoïdes étaient séparés en deux amas (un dans chaque segment) réunis par un certain nombre de petits corpuscules nucléaires au niveau du sillon transversal. Dans un autre cas

(pl. XXI, fig. 14), les noyaux granuleux, en bâtonnets ou sphériques, étaient également répartis dans tout l'individu en voie de division.

Une seule fois j'eus l'occasion d'observer un cas de conjugaison chez ces Infusoires. J'avais placé dans un verre de montre contenant de l'eau de mer, une certaine quantité de ces *Opalinopsis*. Le lendemain, je retrouvai ces animaux bien vivants : j'avais par là acquis la preuve qu'ils peuvent vivre dans l'eau de mer et par celle-ci se propager d'un Céphalapode à l'autre.

Parmi ces Infusoires conservés j'ai trouvé deux individus en conjugaison (pl. XXI, fig. 13). Ceux-ci, d'abord réunis par une faible partie de leur corps, se sont peu à peu fusionnés de façon à former une seule et même masse présentant comme une trace de division transversale (pl. XXI, fig. 12). Je n'ai pu poursuivre la chose plus loin, l'individu étant mort à ce moment. Autant que j'ai pu m'en assurer, les deux individus étaient réunis par l'extrémité postérieure, et pouvaient se mouvoir dans les deux sens, en avant et en arrière.

Opalinopsis octopi.

Le foie de l'*Octopus tetracirrhus* renferme des Infusoires très voisins de ceux de la *Sepiola*.

Je n'ai eu qu'une seule fois l'occasion d'ouvrir un *O. tetracirrhus*. Le foie était entièrement rempli de ces parasites que je propose d'appeler *Opalinopsis octopi*.

La forme, les dimensions, le protoplasme, les fibrilles musculaires, etc., sont les mêmes que chez les Infusoires de la *Sepiola* (pl. XXII, fig. 3).

Je n'ai donc rien à ajouter à ce que j'ai dit de ces derniers parasites.

Les Infusoires du foie de la *Sepiola* et de l'*Octopus* doivent être rangés dans la famille des *Opalinides* pour les mêmes raisons que les *Benedenia*.

RÉSUMÉ.

Les reins de la *Sepia elegans* et de l'*Octopus vulgaris* renferment des Infusoires holotriches, allongés, presque cylindroïdes, qui peuvent y exister en même temps que des Dicyema.

Ces Infusoires que j'ai appelés *Benedenia elegans* et *B. coronata* possèdent un protoplasme vacuoleux renfermant des noyaux, et parfois aussi des corpuscules particuliers qui sont peut-être de nature grasse.

Les noyaux sont en nombre plus ou moins considérable; parfois il n'y en a qu'un.

L'observation permet de conclure que lorsqu'il y a plusieurs corps nucléaires, ceux-ci ne sont que des fragments d'un noyau unique. Ce dernier capable de mouvements amœboïdes peut prendre les formes les plus variées, émettre des prolongements, se segmenter, etc.

A la face interne de la cuticule il existe des fibrilles musculaires spirales; ce sont les stries transversales obliques, que l'on observe sur le vivant et dans les préparations conservées.

Les cils vibratiles sont identiques sur toute la surface du corps des *B. elegans;* chez les *B. coronata* ils sont plus longs au milieu du renflement céphalique et y forment une sorte de couronne.

La partie antérieure, chez les deux espèces, est ordinairement renflée et constitue le renflement céphalique.

Le foie de la *Sepiola Rondeletii* et celui de l'*Octopus tetracirrhus* renferment des Infusoires holotriches ovoïdes, petits, dont le protoplasme, les noyaux et les fibrilles musculaires ressemblent aux mêmes éléments des parasites de la *S. elegans* et de l'*O. vulgaris.*

Les noyaux des Infusoires de la *Sepiola* que j'ai désignés sous le nom d'*Opalinopsis sepiolae*, affectent quelquefois la forme d'un réseau, et l'on trouve tous les passages entre ces réseaux et les noyaux disséminés, sphériques ou en bâtonnets. Ici aussi on

doit considérer l'animal comme ne possédant qu'un seul élément nucléaire jouissant de propriétés semblables à celles du noyau des *B. elegans*.

Tous ces Infusoires sont privés de tube digestif et *très probablement* ils n'ont pas non plus de cytostome.

Tous appartiennent à la famille des *Opalinides*.

Tous se multiplient par division transversale. Chez ceux du foie de la *Sepiola* j'ai constaté le phénomène de la conjugaison.

Le foie de l'*Octopus tetracirrhus* renferme des Infusoires que j'ai appelés *Opalinopsis octopi*, et qui sont analogues, si pas identiques, à ceux du foie de la *Sepiola Rondeletii*.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Planche XIX.

Benedenia elegans.

Ocul. 2, obj. 8. Hart. coul. tiré.

Fig. 1. Un individu d'après le vivant. Les taches claires sont les vacuoles. Pas de noyaux visibles.

Fig. 2. Un individu tué par l'acide osmique à 1 p. °/₀; coloré par le vert de méthyle. Noyaux rubanés colorés en vert.

Fig. 3. Un individu après vingt-quatre heures dans le picrocarmin. Les taches claires sont les vacuoles Les amas granuleux foncés sont les noyaux colorés en rose. Le corps est coloré très faiblement en jaune brun. A la partie antérieure l'on distingue un petit trait noir longitudinal, la bouche (?).

Fig. 4. Un individu tué par l'acide osmique coloré par le carmin. En un point les stries musculaires de la face supérieure et de la face inférieure ont été dessinées. La tête est à peine plus large que le corps ; celui-ci a une longueur de 0,77 millimètre.

Fig. 5. Portion moyenne d'un individu tué par l'acide osmique et traité ensuite par l'alcool au tiers.

Les taches claires sont les vacuoles. Les corpuscules sphériques foncés sont les granulations graisseuses (?) et les bâtonnets sont les noyaux

Fig. 6. Tête d'un *B. elegans* tué par l'acide osmique et coloré par le carmin. Fibrilles musculaires de la face supérieure et de la face inférieure se croisant sur un angle très obtus.

Fig. 7. Tête d'un autre individu; les fibrilles musculaires sont plus obliques. La tête est plus étroite.

Fig. 8. Coupe optique de fibrilles musculaires vues à l'état vivant; elles se trouvent en dedans de la cuticule (a).

Fig. 9. Extrémité postérieure d'un individu tué par l'alcool au tiers et coloré par le picrocarmin. Les noyaux sont colorés en rouge. Deux petits segments.

Fig. 10. Noyaux en rubans, plus ou moins moniliformes, de la partie moyenne d'un individu tué par l'acide osmique et coloré par le vert de méthyle.

Fig. 11. Noyau d'un individu tué par l'acide osmique et coloré par le vert de méthyle.

Fig. 12. Portion moyenne d'un individu montrant des noyaux ou plutôt des fragments de noyaux en voie de division. Acide osmique. Picrocarmin.

Fig. 13. Quatre segments nageant librement dans le liquide des corps spongieux, dessinés d'après le vivant.

Les vacuoles sont visibles. Ces segments diminuent de grandeur depuis le premier pourvu d'un étranglement et effilé à sa partie antérieure, jusqu'au dernier.

Fig. 14. Extrémité postérieure d'un individu pourvu de deux segments. D'après le vivant. Le dernier segment exécutait des mouvements de rotation sur lui-même, indépendants de ceux de l'animal entier. Ce segment paraissait vouloir se détacher de l'individu-mère.

Fig. 15. Noyau d'un individu tué par l'acide osmique et coloré par le vert de méthyle.

Fig. 16. Segment libre dans le liquide rénal; il nageait l'extrémité (a) toujours dirigée en avant. Les vacuoles sont visibles; pas de traces de noyaux.

Fig. 17. Extrémité postérieure d'un individu pourvu de deux segments allongés. Acide osmique. Picrocarmin. Noyaux sphériques ou ovoïdes. Les taches claires sont les vacuoles. Ces segments devront se diviser en deux pour donner lieu à des individus tels que celui de la figure 16.

Planche XX.

Benedenia elegans.

Ocul. 2, obj. 8 Hart. coul. tiré.

Fig. 1. Infusoire volumineux tué par l'acide osmique, puis traité par l'alcool au tiers, et conservé dans la glycérine.

La partie antérieure volumineuse montre les vacuoles claires, mais pas de corpuscules graisseux (?).

Les deux tiers postérieurs sont littéralement bourrés de ces corpuscules colorés en noir par l'acide osmique.

Les fibrilles musculaires, presque transversales dans la partie antérieure, sont obliques dans le reste du corps.

Fig. 2. Individu tué par l'acide osmique et coloré par le picrocarmin. Il n'y a qu'un seul noyau rubaniforme s'étendant dans toute la longueur de l'animal.

Fig. 3. Jeune individu dessiné d'après le vivant. Les taches claires sont les vacuoles.

Fig. 4. Extrémité postérieure d'un individu tué par l'alcool et coloré par l'éosine.

Il y a huit segments, quatre grands et quatre petits, alternant régulièrement entre eux. Les deux derniers segments ne sont pas encore séparés, ce qui semble prouver qu'il y avait quatre segments qui se sont divisés ultérieurement en deux pour donner les huit segments actuels. Les noyaux des segments sont sphériques ou ovoïdes. Ceux de l'individu-mère sont en rubans.

Fig. 5. Individu tué par l'acide osmique et coloré par le vert de méthyle. Les noyaux seuls sont dessinés.

Fig. 6. Acide osmique, alcool, vert de méthyle. Les noyaux seuls sont dessinés.

Fig. 7. Individu tué par l'acide osmique, traité par l'alcool et coloré par le picrocarmin. Les corpuscules ombrés sont les noyaux ou fragments nucléaires colorés fortement en rouge.

Benedenia coronata.

Ocul. 2, obj. 8. Hart. coul. tiré excepté la fig. 8 = ocul. 2, obj. 4.

Fig. 8. Tête de l'individu dessiné planche XXI, figure 1, vue à un faible grossissement (ocul. 2, obj. 4 Hart.). La couronne ciliaire céphalique est bien visible. Acide osmique.

Fig. 9. Jeune individu déjà pourvu de la couronne ciliaire. Alcool, glycérine.

Fig. 10. Tout jeune individu libre dans le liquide rénal; d'après le vivant. La tache claire est une grande vacuole.

Fig. 11. Jeune individu d'après le vivant. L'extrémité antérieure est plus claire. Fortes granulations répandues dans le protoplasme.

Planche XXI.

Ocul. 2, obj. 8, Hart. coul. tiré.

Fig. 1. *Benedenia coronata.* A la partie moyenne de la tête, les cils sont plus longs et plus nombreux. Les noyaux sphériques et granuleux sont rares dans la tête. Acide osmique

Fig. 2. *Opa.inopsis sepiolae.* Acide osmique. Carmin. Noyaux sous forme de masses arrondies granuleuses, répandues çà et là dans le protoplasme. La partie antérieure contient des granulations colorées en noir par l'acide osmique.

Fig. 3. *Opalinopsis sepiolae.* Noyaux sphériques granuleux accolés, après vingt-quatre heures dans le picrocarmin.

Fig. 4. *Benedenia elegans* d'après le vivant. Tout le corps, sauf la partie antérieure de la tête, est chargé de corpuscules sphériques, réfringents, légèrement jaunâtres, à bords *très noirs;* çà et là ils sont moins nombreux, et l'on aperçoit alors les vacuoles sous forme de taches claires.

Fig. 5. *Opanilopsis sepiolae.* Picrocarmin. Le noyau granuleux est coloré en rouge; le protoplasme est jaune-brunâtre.

Fig. 6. Extrémité postérieure d'un *Benedenia coronata,* pourvue d'un segment allongé. D'après le vivant.

Fig. 7. Segment libre de *Benedenia coronata.* D'après le vivant.

Opalinopsis sepiolae.

Fig. 8. Individu tué par l'acide osmique et coloré par le carmin. Noyau en rouge sous forme de réseau granuleux. Chez cet individu le réseau n'est pas complet.

Fig. 9. Acide osmique. Carmin. Noyaux en bâtonnets, nombreux, situés dans la partie moyenne de l'Infusoire.

Fig 10. Acide osmique. Carmin. Noyau en réseau en voie de dislocation.

Fig. 11. Acide osmique. Carmin. Noyau en réseau bien complet.

Fig. 12. Deux individus en conjugaison, réunis par le pôle postérieur (?). Peuvent avancer dans les deux sens, après vingt-quatre heures dans l'eau de mer.

Fig. 13. Les mêmes après quelque temps.

Fig. 14. Un individu en voie de division. Acide osmique, alcool vert de méthyle.

Fig. 15. Un individu en voie de division. Acide osmique. Carmin. Noyaux colorés en rouge et formant deux amas réunis par une traînée de petits corps nucléaires.

Planche XXII.

Ocul. 2, obj. 8. Hart. coul. tiré, à l'exception des figures 6 et 10.

Fig. 1. *Benedenia coronata.* Acide osmique. Carmin. Noyaux en quantité considérable, seuls dessinés.

Fig. 2. *Benedenia coronata.* Tête vue à la surface pour montrer la couronne ciliaire.

Fig. 3. *Opalinopsis octopi.* Acide osmique. Granulations noires nombreuses occupant une grande partie de l'animal.

Fig. 4. *Opalinopsis sepiolae.* D'après le vivant; les vacuoles sont visibles, pas de traces de noyaux.

Fig. 5. *Opalinopsis sepiolae.* Acide osmique. Carmin. Noyaux sphériques, en rouge, occupant le centre de l'Infusoire.

Fig. 6. Infusoire pourvu d'un tube digestif, trouvé sur une préparation où il y avait des *Benedenia elegans.* Tube digestif avec circonvolutions (?) à son extrémité antérieure, terminé en cul-de-sac dans sa partie postérieure, et pourvu de fibrilles musculaires dans toute sa longueur. La moitié antérieure de l'individu montre des fibrilles musculaires presque transversales. Dans la moitié postérieure celles-ci sont obliques. Quelques noyaux dessinés, colorés en rouge par le carmin. Tout l'animal est rempli de noyaux semblables. 2-5. Hart. Chambre claire. Alcool. Picrocarmin.

Fig. 7. *Benedenia elegans.* Alcool. Picrocarmin. Pas de vacuoles dans le segment antérieur. L'individu étant trop grand, j'en ai fait deux dessins.

Fig. 8. *Benedenia elegans.* Alcool. Eosine. Longueur de l'Infusoire 1 millimètre. Noyaux rubanés dans le segment et dans la partie postérieure de l'individu. Passage des noyaux de cette forme aux noyaux sphériques.

Fig. 9. Extrémité antérieure de la tête d'un *B. elegans* vue de face, pour montrer la disposition des fibrilles musculaires. Acide osmique. Alcool.

Fig. 10. *Opalinopsis sepiolae.* Acide osmique. Carmin. Fragment d'un individu écrasé, montrant le trajet des fibrilles musculaires. Les lignes foncées sont les fibrilles musculaires; (*a*) fragment de cuticule avec protoplasme. Ocul. 2, obj. 10 Hart.

Fig. 11. Le même à un grossissement plus faible. Ocul. 2, obj. 8 Hart.

Fig. 12. Pôle antérieur d'un *Opalinopsis sepiolae,* pour montrer le trajet des fibrilles musculaires. Acide osmique.

RECHERCHES

SUR

LES SUBSTANCES ALBUMINOIDES

DU SÉRUM SANGUIN.

DEUXIÈME PARTIE.

LE POUVOIR ROTATOIRE DE L'ALBUMINE DU SANG DE CHIEN;

PAR

LÉON FREDERICQ.

Travail du laboratoire de physiologie de l'Université de Liége.

J'ai démontré dans un travail précédent (Archives de Biologie, t. I, 1880, *Recherches sur les substances albuminoïdes du sérum sanguin,* et Bulletins de l'Académie royale de Belgique, 2e série, t. L, n° 7, juillet 1880, *Sur le dosage des substances albuminoïdes du sérum sanguin par circumpolarisation*), que les deux substances albuminoïdes qui existent en quantité notable dans le sérum sanguin, l'albumine et la paraglobuline, possèdent un pouvoir rotatoire spécifique notablement différent : $\alpha[D] = -47.8°$ pour la paraglobuline et $\alpha[D] = -57.5°$ pour l'albumine.

Il faut tenir compte de ce fait si l'on veut doser les albuminoïdes du sérum par circumpolarisation au moyen du polarimètre. On commencera par déterminer le degré de rotation que le liquide naturel (sérum) imprime au plan de la lumière polarisée. Le nombre que l'on obtient ainsi exprime la somme de la rotation produite par la paraglobuline et de celle produite par l'albumine. Une seconde opération a pour but de déterminer la part qui revient à la paraglobuline dans cette rotation. On y

arrive facilement en précipitant la paraglobuline au moyen du sulfate de magnésium dans un volume connu de sérum et en redissolvant le précipité convenablement lavé (avec une dissolution saturée de sulfate de magnésium) et égoutté dans un égal volume d'eau. La solution ainsi obtenue sert à déterminer optiquement le degré de rotation dû à la paraglobuline. Il suffira de soustraire ce nombre du premier pour avoir la part qui revient à l'albumine. Chacun de ces nombres divisé par celui qui représente le pouvoir rotatoire spécifique de la substance (respectivement 47.8° et 57.3 pour la paraglobuline et l'albumine) à laquelle il se rapporte indique la quantité de substance contenue dans 100 c. c. de sérum. On obtient ainsi le poids de la paraglobuline et celui de l'albumine. Leur somme représente le poids des albuminoïdes contenus dans 100 c. c. de sérum. J'ai publié des analyses de sérum de lapin et de bœuf montrant la concordance que présentent les nombres obtenus par cette méthode avec les résultats du dosage beaucoup plus long par l'alcool et la pesée du coagulum.

Comme le pouvoir rotatoire du sérum de lapin, de bœuf, de cheval représente exactement la somme des rotations produites par l'albumine et la paraglobuline qu'on peut en extraire, j'en avais conclu que ces substances y préexistent réellement et que la paraglobuline que l'on parvient à extraire en si grande quantité du sérum de cheval et de bœuf au moyen du sulfate de magnésium n'est pas un produit artificiel créé par l'action de ce sel, mais est contenue à l'avance dans le sérum naturel (1).

---

(1) Il s'est glissé page 470, Archives de Biologie t. I. *Sur les substances albuminoïdes du sérum*, une erreur qui altère complètement le sens de la phrase.

Dans le passage : « *Le pouvoir rotatoire de la paraglobuline est de 47.8°; celui de sérine, la d'environ 57.3°; les espèces de sérum où la première substance prédomine (Bœuf, Cheval) devront avoir un pouvoir rotatoire supérieur à* $\frac{47.8° + 57.3°}{2} = 52.5°$, *pour l'ensemble des substances albuminoïdes coagulées par l'alcool ou la chaleur.* » Le mot *supérieur* doit évidemment être remplacé par *inférieur.*

De même au lieu de : *ceux ou la sérine prédomine dévieront moins*, il faut lire : *divieront plus le plan de la lumière polarisée qu'une solution d'égale concentration dont le pouvoir rotatoire spécifique serait* — 52.5°.

Le mot *Chien* doit être supprimé.

Ces recherches m'ont également démontré que la paraglobuline et l'albumine présentent absolument les mêmes propriétés optiques, qu'elles aient été extraites du sang de bœuf, de lapin ou de cheval.

Il était naturel d'étendre ma méthode de dosage des albuminoïdes par circumpolarisation à d'autres espèces de sérum et notamment au sang de chien, animal de laboratoire par excellence.

Contrairement à mon attente, les analyses faites par le polarimètre fournirent toutes des chiffres notablement inférieurs à ceux des pesées directes :

TABLEAU I. — *Dosage des substances albuminoïdes du sérum sanguin de Chien.*

Numéros d'ordre.	A. — Par circumpolarisation.						B. — Par l'alcool bouillant et pesée du coagulum.			
	Rotation tube de 10 cent.	Rotation due à la paraglobuline	D'où paraglobuline (α [D] = 47.8°).	Rotation due à l'albumine par différence.	D'où albumine (α [D] = 57.3°).	Sommes des albuminoïdes par circumpolarisation.	Nombre de c. c. analysés.	Poids du coagulum par l'alcool.	Poids des cendres.	Somme des albuminoïdes par pesée du coagulum alcoolique.
			gram.		gram.	gram.		gram.	gram.	gram.
I.	3.22°	1.93°	4.08	1.29°	2.25	6.33	5 5 5	0.350 0.3481 0.3479	0.015	6.872
II.	2.60°	1.00°	2.09	1.60°	2.79	4.88	10 10 10	0.580 0.5955 0.599	0.0245	5.833
III.	2.47°	1.00°	2.09	1.47°	2.56	4.65	10	0.543	0.006	5.37
IV.	3.57°	1.73°	3.62	1.74°	3.03	6.65	10 10	0.7835 0.775	0.016	7.712

Ainsi dans les quatre analyses de sérum de chien dont le détail figure au tableau I, je trouve respectivement $6^{gr},33$, $4^{gr},88$, $4^{gr},65$, $6^{gr},65$ d'albuminoïdes dans 100 c. c. de sérum en opérant par circumpolarisation alors que la pesée directe du caillot fournit respectivement $6^{gr},872$, $5^{gr},833$, $5^{gr},37$, $7^{gr},712$ d'albuminoïdes.

La différence entre les deux séries de nombres se maintient dans le même sens et est d'ailleurs trop notable pour pouvoir être attribuée à des erreurs d'observation. Une assez longue expérience de deux méthodes m'a fait connaître les limites des erreurs que je suis exposé à commettre. Avec le polarimètre Laurent (grand modèle avec tubes de 5, 10, 20, 40 et 50 centimètres), dont je me sers actuellement, le zéro de l'instrument se détermine en peu d'instants à moins d'une minute près. Je ne crois pas que l'erreur de lecture dépasse une minute dans aucun des nombres des tableaux du présent travail (1). Les déterminations de poids de coagulum alcoolique ou autre sont toutes faites en triple avec toutes les précautions usitées en pareil cas (voir Hoppe-Seyler, *Handbuch der physiologisch-und pathologisch chemischen Analyse*, Seröse Flüssigkeiten).

Puisque les nombres obtenus en divisant les degrés de rotation imprimés par le sérum de chien au rayon polarisé, par 57.3° et 47.8° (nombres censés représenter les pouvoirs rotatoires spécifiques des seules substances actives du sérum), sont notablement inférieurs à ceux fournis par l'expérience directe de la pesée, c'est évidemment que les bases du calcul qui fournit les premiers nombres sont inexactes. J'avais supposé tacitement que la paraglobuline et l'albumine étaient les seules substances actives existant en proportion notable dans le sérum de sang de chien et qu'en outre ces substances étaient optiquement identiques à celles du sang de bœuf, de lapin et de cheval. Mais chacune de ces hypothèses pouvait se trouver inexacte. Il était d'abord possible qu'à côté des substances albuminoïdes lévogyres coagulées par l'alcool et la chaleur, le sérum de chien contînt des substances dextrogyres en quantité suffisante pour diminuer notablement les degrés de rotation à gauche et expliquer la différence trouvée.

Les expériences suivantes furent instituées pour vérifier cette première possibilité : 200 c. c. de sérum de chien furent coa-

---

(1) Les lectures se font en degrés et minutes à mon instrument. Je les ai convertis par le calcul en degrés et centièmes de degré. J'ai complétement abandonné le polaristrobomètre de Wild.

gulés par plusieurs volumes d'alcool ; l'alcool filtré, évaporé à un petit volume, puis refiltré.

Le liquide filtré réduit à environ 30 c. c. fut examiné dans le tube de 10 centimètres, il présentait une rotation insignifiante à droite.

Dans une autre expérience 40 centimètres cubes de sérum furent bouillis avec environ deux fois leur volume d'une solution de sulfate de magnésium légèrement acidulée par l'acide acétique. Le liquide filtré, examiné dans le tube de 500 millimètres (50 centimètres), présentait une trace de rotation à droite.

Enfin les liquides filtrés provenant de la coagulation par la chaleur de 60 c. c. de sérum débarrassés au préalable de leur paraglobuline par le sulfate de magnésium, furent réunis, réduits à 100 c. c. environ, filtrés et examinés dans le tube de 50 centimètres. Sous cette épaisseur, ils se montrèrent absolument inactifs.

Le sérum de chien débarrassé des substances coagulables par l'alcool ou la chaleur n'offre donc qu'une action dextrogyre imperceptible sur le plan de la lumière polarisée et c'est dans les substances albuminoïdes elles-mêmes qu'il faut chercher la cause du faible pouvoir rotatoire de ce sérum. Il restait donc à vérifier si, oui ou non, les substances albuminoïdes du sérum de chien sont différentes de celles du sang de cheval, de bœuf, de lapin.

Je commençai par déterminer le pouvoir rotatoire spécifique de la paraglobuline du sérum de chien, c'est-à-dire de la substance albuminoïde précipitée par le sulfate de magnésium. Une assez grande quantité de sérum de chien parfaitement clair (animal à jeun depuis la veille) fut saturée par $MgSO4$, le précipité recueilli sur un filtre, égoutté, redissous dans l'eau et reprécipité par $MgSO4$, puis la même série d'opérations répétée encore deux fois. Cette paraglobuline ainsi précipitée quatre fois servit à faire une solution opalescente qui, dans le tube de 10 centimètres, produisit une rotation à gauche de 3°5′ à 3°6′. Deux échantillons de 10 c. c. du même liquide furent analysés par ébullition en présence de quelques gouttes d'acide acétique dilué ; ils fournirent respectivement $0^{gr},640$ et $0^{gr},6395$ de sub-

stance coagulée. Le poids des cendres était insignifiant. Le pouvoir rotatoire $\alpha[D] = -48^{\circ}2$ obtenu ainsi pour la paraglobuline du chien est suffisamment voisin du chiffre 47.8° trouvé par moi précédemment pour la même substance extraite du sérum de bœuf et de cheval pour m'autoriser à en conclure à l'identité de leurs propriétés optiques. La paraglobuline du chien présente d'ailleurs toutes les autres propriétés physiques et chimiques de celle du sang de lapin, de bœuf; il n'y a donc aucune raison pour les considérer comme substances différentes.

TABLEAU II. — *Détermination de* α(D) *pour l'albumine du sérum de Chien (liquides saturés de* $MgSO_4$ (1).

Numéros d'ordre.	Rotation dans le tube de 10 centimètres.	Nombre de centim. cubes analysés.	Poids du coagulum obtenu par l'ébullition en présence de $C_2H_4O_2$.	Cendres.	Poids d'albumine dans 100 cent. cub. de liquide.	D'où α (D).
			grammes.	grammes.	grammes.	
I.	1.12°	10	0.2415	?	2.415	44.5°
II.	1.166°	10	0.270	0.003	2.703	43.0°
		10	0.286	0.0045		
		10	0.2657	0.0035		
		10	0.271			
III.	1.183°	10	0.275	0.006	2.753	42.9°
		10	0.277			
		10	0.283	0.003		
IV.	1.0°	20	0.452	0.015	2.25	44.44°
		20	0.458			
		20	0.455			
V.	1.166°	20	0.535	0.011	2.65	44.0°
		20	0.536			

Il ne me restait plus qu'à vérifier le pouvoir rotatoire de

(1) Dans chacun de ces dosages, la solution d'albumine saturée de sulfate de magnésium fut versée goutte à goutte dans l'eau acidulée par $C_2H_4O_2$ maintenue en ébullition dans un grand tube à réaction. On ne peut songer à la coagulation par l'alcool quand il s'agit de liquides saturés de $MgSO_4$.

l'albumine proprement dite, c'est-à-dire des substances albuminoïdes qui restent en solution dans le sérum débarrassé de paraglobuline par le sulfate de magnésium.

Le tableau II contient les détails de plusieurs analyses de sérum exempt de paraglobuline.

La moyenne des nombres exprimant le pouvoir rotatoire spécifique de l'albumine du sérum de chien est d'un peu moins de $\alpha[D] = -44°$, tandis que pour le sérum de bœuf, de chien, de lapin la moyenne était de 57.3°, chiffre très différent.

L'albumine du sang de chien est donc une substance OPTIQUEMENT DIFFÉRENTE de celle du sang de lapin, de bœuf, de cheval.

Nous pouvons, à présent que nous connaissons le pouvoir rotatoire spécifique des substances albuminoïdes du sérum de chien, aborder à nouveau le problème de leur dosage par circumpolarisation. Reprenons les chiffres des analyses du tableau I, introduisons-y la nouvelle valeur $\alpha D = -44°$ comme pouvoir rotatoire de l'albumine et nous constaterons cette fois un accord assez satisfaisant entre les nombres fournis par les deux méthodes comme le montre le tableau III.

TABLEAU III. — *Dosages comparatifs des substances albuminoïdes du sérum de Chien par circumpolarisation et par coagulation (par l'alcool)* (1).

Numéros d'ordre.	Rotation tube de 10 cent.	Rotation due à la paraglobuline.	D'où paraglobuline ($\alpha D = 47.8°$).	Rotation due à l'albumine (par différence).	D'où albumine ($\alpha D = 44°$).	Somme des albuminoïdes par circumpolarisation.	Somme des albuminoïdes par pesée du coagulum.
			grammes.		grammes.	grammes.	grammes.
I	3.22°	1.93°	4.08	1.29°	2.92	7.00	6.872
II	2.60°	1.00°	2.09	1.60°	3.63	5.71	5.833
III	2.47°	1.00°	2.09	1.47°	3.34	5.43	5.37
IV	3.57°	1.73°	3.62	1.74°	3.95	7.57	7.712

(1) Voir tableau I.

LE

CANAL NASO-PALATIN

CHEZ L'HOMME;

PAR

H. LEBOUCQ,

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE GAND.

(Planche XXIII, figures 1-5).

Un point d'anatomie humaine, relativement facile à vérifier, et à propos duquel on peut s'étonner à juste titre de rencontrer des divergences d'opinions même chez les auteurs les plus récents, est celui de savoir s'il existe chez l'adulte une communication ouverte entre la cavité nasale et la cavité buccale par le canal palatin antérieur du squelette; en d'autres termes, si l'homme possède un organe homologue du conduit de Stenson chez beaucoup de mammifères.

Il n'est pas sans intérêt d'examiner rapidement les différentes solutions que la question a reçues.

Déjà Vésale s'était prononcé pour l'existence d'une continuité des muqueuses nasale et palatine par le canal palatin antérieur (foramen juxta posteriorem dentium incisoriorum). « Paratur » autem (hujus foraminis) gratia, connexus consensusque tunicæ » palatum succingentis, cum illâ quæ narium amplitudini obdu-

» citur. Portiuncula enim illius tunicæ simul cum venulâ et item » arteriolâ id pertransit (1). »

La première description complète de ce canal est due à Stenson (2); le nom de cet anatomiste a été conservé à l'organe. Il l'a surtout étudié dans la série; chez l'homme il est, d'après lui, beaucoup moins apparent « in brutis hic quam in homine ut amplior » ita et manifestior. » La citation de Stenson est d'ailleurs assez intéressante pour que nous la reproduisions complètement. On verra que cet anatomiste avait bien exactement observé ce qui existe en réalité : « in homine ad vomeris latera proxime inve- » nies foramen rotundum, quod licet superiori ambitu sit satis » amplum, mox tamen arctatur adeo, ut ne setæ quidem transi- » tum in palatum concedat. » Le canal ne peut donc pas se démontrer directement chez l'homme, il ne mérite pas le nom de canal « nec canalis nec foraminis nomine dignandum. » Stenson suppose cependant qu'il existe une certaine communication puisqu'il dit plus loin : « quod si palati cœlum inspexeris ad » anteriorum dentium radicem tuberculum emergere videbis, » ad cujus latera modo tantillum presseris tunicam, gutta utrin- » que prosiliens, oris cum naribus commercium manifestabit. »

Se basant sur les recherches de Stenson, et plus affirmatifs que lui, la plupart des anatomistes qui le suivent admettent sans conteste l'existence d'une communication de la cavité nasale et buccale par le canal palatin antérieur. Telle est l'opinion de Bartholin (3); et Verheyen (4), en rapportant la citation de Stenson, ajoute à propos de la façon dubitative dont cet auteur décrit la perméabilité du conduit : « Ego autem ordinariè inveni exi- » tum istius transitus in palato satis manifestum. » Seulement le texte renvoie à un dessin du squelette de la base du crâne où

---

(1) Vesalii, *De corp. hum. fabrica.* Ludg. Batav. 1725, t. I, p. 46. Lib. I, cap. XII.

(2) Nic. Stenonis, *De musculis et glandulis.* Ludg. Batav., 1683, p. 45. — Id., *de narium vasis; in Mangeti.* Bibl. anatom. Genev., 1685, t. II, p. 763.

(3) *Anatomia Bartholiniana.* Lugd. Batav., 1674, p. 549.

(4) *Corpor. hum. anatom.* Bruxell., 1726, t. I, p. 260.

l'ouverture du canal palatin antérieur se montre évidemment d'une manière manifeste.

Santorini (1) admettait l'existence du conduit comme constante, et le démontrait tous les ans à ses élèves. La voûte palatine présente deux orifices; on les voit si facilement même sur le vivant, que, la leçon terminée, les élèves essayaient de s'introduire mutuellement une soie dans le conduit « sibi invi- » cem per jocum, setam per ea loca adigere tentabant. » Santorini ne dit pas s'ils réussissaient dans leur tentative.

Ruysch (2) signale la double ouverture dans la voûte palatine, en arrière des incisives; quelquefois il n'y a qu'une ouverture unique, laquelle peut même être à peine visible dans quelques cas.

Duverney (3), Vidius, Spigelius et quelques autres se prononcent également pour l'affirmative dans la question de perméabilité du canal naso-palatin. Tous sont d'accord d'ailleurs sur son rôle physiologique. Il sert à l'écoulement des mucosités du plancher des fosses nasales dans la bouche.

Déjà vers le milieu du XVIIIe siècle une série d'anatomistes émirent des doutes sur la perméabilité de ce conduit chez l'homme, ou même la nièrent absolument.

Morgagni (4) ne se prononce que d'une manière très dubitative : « Etsi autem uterque tubulus primum latior est, via tamen » infima ita denique contrahitur ut qua descendens ab naso » humor per palati membranam transmittatur, non nisi obscurè » admodum incertèque, ut plurimum viderim. »

Lieutaud, Bertin, Heister, Haller, Portal, Boyer, Scarpa affirment d'une manière positive l'impossibilité de pénétrer de la cavité nasale dans la bouche à travers ce conduit.

Dans le rapport que Cuvier présenta à l'Institut sur le mémoire de Jacobson traitant d'un organe spécial, situé sur la cloison

---

(1) *Observat. anatomic.* Venetiis, 1724, Cap. V, § XIII.

(2) *Thesaur. anatom.* Amstelod. VI, p. 18.

(3) *Œuvres anatomiques.* Paris, 1771, t. I, p. 221.

(4) *Adversaria anatomica.* Ludg. Batav., 1741. — Advers. VI, Animadv. XC.

nasale des mammifères (1), il rapporte l'opinion émise par Jacobson à propos du canal naso-palatin. D'après cet anatomiste le canal est imperforé; on ne peut le traverser qu'en déchirant la muqueuse palatine. Cuvier partage cette opinion; il peut y avoir une apparence de perforation, mais elle n'existe pas en réalité. « Ce qui contribue à l'illusion, dit-il, c'est qu'on » voit quelquefois aux côtés de la papille palatine deux pores qui » paraissent être des conduits excréteurs de petites glandes. » (*Loc. cit.*, p. 416.)

Nous ne sommes pas encore au bout des opinions contradictoires. Nous voyons, en effet, que Rosenthal (2), M. J. Weber (3), Huschke (4), Arnold, décrivent le canal comme établissant normalement une communication entre la cavité nasale et la cavité buccale, tout en admettant cependant que dans quelques cas, l'un des conduits peut être imperforé, ou l'orifice palatin de tous les deux oblitéré. Leuckart (5) décrit le canal de Stenson comme établissant d'une manière générale une communication entre les deux muqueuses chez les mammifères, et ne fait pas d'exception pour l'homme.

Si maintenant nous consultons les traités classiques les plus récents, nous trouvons encore l'opinion de la perméabilité du canal, soutenue par des anatomistes d'une réputation méritée à juste titre. Luschka (6) décrit de chaque côté de la papille incisive l'orifice, admettant à peine l'introduction d'une soie de porc, du canal incisif (des von Zellgewebe *fast* ausgefüllten Canalis incisivus). Il semble donc admettre que le conduit n'est pas complètement bouché. Hyrtl (7) décrit également le canal comme un conduit ouvert, représentant la fente palatine embryonnaire

---

(1) *Annales du Museum*, 1811, t. XVIII, p. 412.

(2) *Ueber das von Jacobson in der Nasenhöhle entdeckte Organ.* Tiedemann und Treviranus' Zeitschr. f. Physiol. 1827. Bd. II, p. 289.

(3) *Anatomie*, t. II, p. 353.

(4) *Splanchnolog.* Traduction française, Jourdan. Paris, 1845, p. 561.

(5) *Untersuch. über das Zwischenkieferbein.* Stuttgart, 1840, p. 101.

(6) *Anatomie*, t. III, 2, p. 320.

(7) *Lehrb. der Anat.* 11e Aufl. 1870, p. 535.

réduite à son calibre minimum. Rüdinger (1) décrit le canal incisif comme établissant d'une manière constante une continuité des deux muqueuses; il la figure même dans son Atlas (Taf. III, fig. A, 15). Hoffmann (2) figure les deux orifices palatins du canal. W. Krause (3) décrit le canal perméable comme disposition typique. Le canal est très étroit au milieu de son trajet, mais les deux muqueuses sont en continuité. Dans son Ier volume toutefois il dit que souvent le conduit incisif est oblitéré à son orifice palatin (p. 179).

Un certain nombre d'autres auteurs laissent la question ouverte sans se prononcer. Nous citerons Cruveilhier (4), Henle (5), qui penche plutôt vers la solution négative, assimilant le conduit naso-palatin aux organes plus développés dans la série, dont on ne trouve que des vestiges chez l'homme; Aeby (6) qui a trouvé le conduit fermé dans tous les cas qu'il a examinés, Pansch (7), etc.

Une conclusion qui s'impose *a priori*, si l'on compare ces assertions contradictoires, c'est que les deux cas extrêmes, perméabilité ou occlusion complète du canal, peuvent se présenter; reste à déterminer si les cas se présentent avec la même fréquence, ou si l'une des dispositions prédomine de façon à pouvoir être considérée comme typique. Dans un récent travail sur l'organe de Jacobson chez l'homme, Kölliker (8) parle incidemment du canal naso-palatin. Voici quelle est son opinion à ce sujet : les orifices du canal dans les fosses nasales sont assez constants; ils peuvent toutefois manquer. Chez des enfants de la première année on peut trouver le canal perméable; il ne l'est pas chez l'adulte.

---

(1) *Topogr. chirurg. Anatom. des Menschen.* Stuttgart 1873, 3e Abth. p. 106.

(2) *Lehrb. der Anat.* 2e Aufl. 1877. Bd. I, p. 526.

(3) *Handb. der Anat.* 3e Aufl. von F. Krause's Handbuch, 1879. B. II, p. 393.

(4) *Anatomie descriptive*, 4e édition, t. II, p. 585.

(5) *Eingeweidelehre*, 1866, p. 827.

(6) *Der Bau des menschl. Körpers*, 1871, p. 488.

(7) *Grundriss der Anat.*, p. 514.

(8) *Ueber die Jacobsonsche Organe des Menschen.* Festschr. f. Rinecker, 1877, p. 7.

Il est relativement facile de s'assurer de l'état de perméabilité du conduit naso-palatin au moyen d'une soie rigide qu'on essaie d'introduire dans l'un ou l'autre sens à travers la voûte palatine. Ce procédé donne un résultat positif quand on a affaire à un canal d'un calibre suffisant. Mais lorsque la lumière du canal est très étroite, sa direction sinueuse, et qu'il faut exercer un certain effort pour le traverser, on n'est plus sûr du tout de ne pas avoir fait une voie artificielle. Il faut donc, pour avoir des résultats tout à fait certains, recourir à d'autres moyens de contrôle. Le plus certain, mais aussi le plus laborieux, c'est d'étudier la région sur une série non interrompue de coupes microscopiques. J'ai tâché, autant que possible, de combiner les deux modes d'examen.

Le squelette de la région qui nous occupe montre déjà des différences individuelles assez prononcées. En parcourant une série de crânes d'adultes, on voit que les deux conduits partant des fosses nasales sont tantôt relativement larges, tantôt n'ont que les dimensions de petits canaux vasculaires. Il en est de même en examinant du côté de la voûte palatine où les deux canaux s'ouvrent par une portion commune limitée en avant par les inter maxillaires et en arrière par les maxillaires (canal palatin antérieur) ; ou bien les deux canaux s'ouvrent isolément dans une fossette peu profonde.

En examinant les parties à l'état frais, on trouve vers le tiers antérieur du plancher des fosses nasales, de chaque côté de la cloison, d'une manière assez constante, l'orifice d'un canal légèrement oblique en avant, dans lequel s'enfonce la muqueuse (conduit incisif des auteurs).

En l'explorant au moyen d'un stylet fin ou d'une soie, on se sent bientôt arrêté dans un cul-de-sac. Ceci s'est présenté d'une manière constante chez tous les adultes que j'ai examinés. Parmi vingt-huit fœtus à terme que j'ai observés, j'ai trouvé sur deux le conduit perméable : une fois des deux côtés, une fois à droite seulement.

Même quand la communication n'existe pas, ce qui peut être considéré comme règle générale, on trouve cependant dans la

muqueuse palatine chez les très jeunes enfants, de chaque côté de la papille incisive, sous un repli de la muqueuse, un petit orifice ou fente transversalement placé, conduisant de chaque côté dans un canal oblique, presque parallèle à la surface de la muqueuse.

On peut trouver chez l'adulte des vestiges de ces conduits dans la voûte palatine, à l'état d'enfoncements peu profonds de la muqueuse, mais ordinairement ils ont complètement disparu.

L'examen macroscopique nous apprend donc que le conduit naso-palatin, qu'il soit resté perméable (exceptionnellement) ou imperméable, est formé de deux segments distincts, de direction différente, formant entre eux un angle obtus ouvert en avant. La partie inférieure ou palatine tend à s'oblitérer d'arrière en avant; c'est ainsi que s'établit sa séparation d'avec la partie nasale qui persiste. La structure des deux moitiés du conduit est également différente; c'est ce que nous pourrons voir sur les coupes microscopiques, ainsi que la disposition relative des parties suivant que le canal est ou n'est pas perméable.

Examinons d'abord le cas de canal perméable. Les figures 1, 2, 3 sont trois coupes prises dans la série (n°s 5, 12, 29 d'arrière en avant) d'un fœtus à terme.

La première est faite au niveau de la portion nasale du canal *n*. A son orifice supérieur correspond l'extrémité postérieure du cartilage vomérien *c. v* que l'on peut poursuivre sur les coupes suivantes. L'épithélium vibratile et les glandes acineuses de la pituitaire se continuent dans la muqueuse du conduit. A la partie inférieure, sous la muqueuse palatine, se trouve un amas considérable de glandes de même structure que celles de la muqueuse nasale, mais plus volumineuses. Le conduit se perd au milieu de cet amas glandulaire, puis il s'en dégage, et sur les coupes plus antérieures, on le voit sectionné en travers, eu égard à sa direction plus horizontale. C'est dans cet état que nous le retrouvons sur la septième coupe plus antérieure (figure 2, *p*). Ici l'aspect du canal a complètement changé. Il est tapissé par des cellules pavimenteuses analogues à celles qui forment le revêtement corné le plus superficiel de la voûte palatine; du

tissu conjonctif condensé le limite à la périphérie; on n'y voit pas déboucher de glandes.

Les deux conduits augmentent graduellement de calibre, en conservant leurs caractères histologiques, et finalement s'ouvrent de chaque côté de la papille incisive. La figure 3 montre les conduits *p* à ce niveau.

Nous ne dirons qu'un mot d'une masse de cellules épithéliales, dont la section est représentée en *e* (fig. 2). Les cellules de cet amas sont disposées en couches concentriques dont les périphériques, polyédriques ou cylindroïdes nucléées se colorent en rouge par le picro-carmin comme les cellules les plus profondes de l'épithélium buccal dont elles ont tous les caractères; les centrales, au contraire, colorées en jaune par le même réactif, ayant tous les caractères des squames les plus superficielles d'un épithélium pavimenteux.

Cette masse épithéliale se rencontre en cet endroit d'une manière constante, non seulement chez les fœtus à terme et les très jeunes enfants, mais chez les fœtus depuis le commencement du troisième mois, c'est-à-dire depuis la fermeture complète de la voûte palatine. On la trouve sur plusieurs coupes successives, de sorte qu'en réalité elle est cylindrique. Nous reviendrons plus loin sur son interprétation.

Une disposition analogue à celle que nous venons de décrire se rencontre dans les cas beaucoup plus nombreux, où la continuité n'existe plus entre les deux segments du canal chez le fœtus à terme. Dans ces cas la portion palatine du canal s'arrête avant d'avoir rejoint l'extrémité inférieure de la portion nasale. La masse épithéliale médiane existe toujours.

Examinons maintenant ce qui existe à des stades moins avancés de développement.

Jusqu'à la huitième semaine, la cavité nasale et buccale sont en large communication ; avant cette époque de développement, les coupes ne nous apprennent rien au sujet de la question qui nous occupe. Sur neuf fœtus du quatrième au septième mois sur lesquels j'ai débité en séries de coupes frontales successives la voûte palatine et les parties avoisinantes, je n'ai pas trouvé une seule fois la continuité établie. Bien plus, chez les plus jeunes

(quatrième et cinquième mois) la portion palatine du conduit était même obstruée par des cellules épithéliales dans toute son étendue.

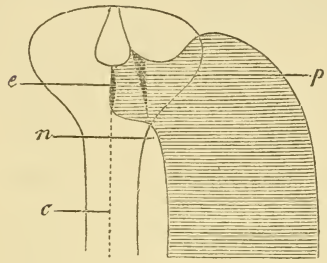
Un coup d'œil jeté sur la figure 4, formée par la combinaison de deux coupes successives de la série d'un fœtus d'environ quatre mois et demi, suffit pour saisir les analogies avec la série figurée à côté. Si nous comparons la partie inférieure des figures 2 et 4, nous retrouvons sur la ligne médiane la masse épithéliale *e*. Les deux masses latérales *e'* rappellent par leur position les portions palatines du conduit naso-palatin (*p*, fig. 2); elles en sont bien les homologues puisque sur la coupe plus antérieure (moitié placée à droite dans la figure 4) la masse est en continuité avec la partie profonde de l'épithélium buccal.

On considère généralement le conduit naso-palatin comme le dernier vestige de la communication existant primitivement entre la cavité buccale et la cavité nasale. D'après ce que nous venons de voir, la fermeture complète serait la règle chez l'homme; et même, à n'en juger que par les quelques fœtus à divers âges que j'ai examinés, l'occlusion serait primitivement complète du côté de la voûte palatine. Il ne resterait là, comme indice de la séparation primitive, qu'une traînée de cellules épithéliales. Ces cellules épithéliales enclavées dans l'épaisseur des tissus et continuant à proliférer, il en résulterait une dégénérescence de celles qui occupent l'axe du cordon, et à cause de leur continuité avec la surface libre de la muqueuse, ces cellules axiales seraient expulsées : d'où la formation d'un canal. La portion palatine du conduit serait ainsi de formation secondaire.

C'est sur cette portion palatine du conduit que portent d'ailleurs surtout les modifications produites par l'évolution progressive. A mesure que le tissu ambiant se développe, le cul-de-sac, représentant le reste de cette partie du conduit, est plus refoulé vers la surface de la muqueuse, d'où peut résulter sa disparition complète chez l'adulte. La portion nasale, au contraire, contenue dans un canal osseux persiste pendant l'évolution; c'est aussi la partie dont l'existence est la plus constante.

La fissure palatine congénitale constitue, comme on sait, une persistance de l'état embryonnaire. Or j'ai eu l'occasion d'exa-

miner un cas où la fissure incomplète d'un côté nous montre l'occlusion de la voûte palatine arrêtée en chemin, permettant ainsi d'analyser les différentes phases du processus. La figure 5 représente la voûte palatine fendue des deux côtés de la cloison sur un fœtus à terme. La figure schématique ci-contre en fait ressortir les principaux détails. Du côté droit la fente palatine est complète; à gauche, la pointe antérieure de la lame palatine a rejoint la cloison au niveau de l'intermaxillaire. La jonction s'est opérée de telle façon que cette extrémité antérieure de la lame palatine a glissé sous la face inférieure de l'intermaxillaire. Dans cette soudure, deux surfaces épithéliales se sont mises en contact; un cordon épithélial se trouve ainsi enclavé; c'est ce cordon que nous trouvons de chaque côté de la ligne médiane en *e'*, figure 4, qui devient portion palatine du conduit naso-palatin et dont la direction est indiquée en *p* dans la figure ci-contre. La limite antérieure de la lame palatine, correspondant à la partie de l'intermaxillaire restée libre dans la voûte palatine, se présente comme un repli transversal très évident partant de chaque côté de la papille incisive. C'est sous ce repli que s'ouvre la portion palatine du conduit quand elle existe. (Sur la figure 5 cet endroit est indiqué, bien que je n'aie pas trouvé d'orifice à ce niveau) (1).



(1) Il est facile de comprendre que lorsque la lame palatine n'a pas encore atteint la face inférieure de l'intermaxillaire, il ne peut être question d'orifice du conduit naso-palatin, lequel est encore à cette période, de développement, représenté par la fente tout entière. Ceci à propos d'une assertion de Dursy qui me semble inexacte (in den Zwischenkiefertheil der Gaumenspalte schiebt sich eine, die Mündungen der Stensonsche Gänge tragende Platte ein) (*). Les deux orifices qu'il figure (Taf. VI, fig. 15) sur la portion palatine de l'intermaxillaire, chez un embryon humain dont la voûte palatine n'est pas encore fermée (long. 1 pouce), ne peuvent pas être les orifices des canaux de Stenson.

(*) *Zur Entwickel. des Kopfes.* Tübing, 1869, p. 172.

Ce qui devrait devenir la portion nasale du conduit c'est la partie la plus antérieure de la fente entre la cloison et la lame palatine, limitée en avant par l'intermaxillaire. Cette partie du conduit a une direction verticale, et en admettant maintenant que la fente palatine se ferme, ce qui se ferait si le bord interne de la lame palatine venait rejoindre celle de l'autre côté sur la ligne pointillée *c* (figure ci-dessus), la portion nasale se présenterait comme un cul-de-sac pouvant être où non en continuité avec la section palatine *p* du conduit.

La figure montre aussi d'une manière très évidente que la masse épithéliale médiane *e* que nous avons vue exister d'une manière constante résulte d'un enclavement épithélial produit par l'accolement de la surface inférieure de la cloison dans la région de l'intermaxillaire et des bords soudés des deux extrémités antérieures des lames palatines.

Que le canal naso-palatin existe à son maximum de développement, c'est-à-dire qu'il conserve exceptionnellement sa perméabilité, ou qu'il soit oblitéré, il n'a chez l'homme aucune signification au point de vue fonctionnel. Ce n'est que le vestige d'une disposition embryonnaire se retrouvant à l'état normal chez certains mammifères.

EXPLICATION DES FIGURES.

PLANCHE XXIII, fig. 1-5.

Les contours des figures 1 à 4 ont été faits au moyen de l'appareil à dessiner de His, de telle sorte que 1 à 3 sont amplifiées à 5 diamètres et 4 à 10 diamètres Les détails ont été dessinés avec Hartn., ocul. 2, syst. 5.

Désignations communes aux différentes figures.

c = cloison nasale.
c v = cartilage vomérien.
v = vomer.
i m = intermaxillaire.
m = maxillaire.
p i = papille incisive.
n = portion nasale du conduit naso-palatin.
p = portion palatine du conduit naso-palatin.
e e' = masses épithéliales (voir l'explication dans le texte).

Fig. 1 à 3. Trois coupes prises dans une série de sections frontales faites dans la partie antérieure de la voûte palatine chez un enfant nouveau-né.
La coupe figure 1 est la plus postérieure. *g* amas de glandes, au fond la portion nasale du conduit naso-palatin.
La figure 2 passe par l'organe de Jacobson (*o. j.*).
Figure 3 α, amas de globes épithéliaux.

Fig. 4. Coupe frontale de la région antérieure de la voûte palatine (fœtus de 4 1/2 mois).

Fig. 5. Fissure congénitale de la voûte palatine chez un enfant nouveau-né.

NOTE

SUR

LES PERLES ÉPITHÉLIALES

DE

LA VOUTE PALATINE;

Par H. LEBOUCQ.

Planche XXIII, figures 2, 3, 4, 6.

Chez l'enfant au moment de la naissance, et pendant les premiers mois de la vie, on trouve assez régulièrement sur le raphe médian de la voûte palatine, et sur le rebord gingival, de petites tumeurs gris-blanchâtre, du volume d'un grain de mil, formées d'amas de cellules épithéliales.

Depuis Serres qui les considérait comme des glandes sécrétant le tartre dentaire, ces petites tumeurs miliaires (Kystes épidermiques [Guyon et Thierry], Gaumenmilien, Epithelperlen, etc.), ont été différemment interprétées. Dans un récent travail, Epstein (1) résume l'état de la question d'une manière assez complète pour que je croie inutile d'insister sur ce point. D'après cet auteur toutes ces productions épithéliales reconnaissent comme origine une cause unique, l'enclavement de cellules épithéliales par soudure de deux surfaces recouvertes d'épithélium.

---

(1) *Ueber Epithelperlen in der Mundhöhle neugeb. Kinder.* Prager Zeitsch. . Heilk. Bd. I, Iᵉ Heft, 1880.

Sur la ligne médiane ce sont les lames palatines, au niveau des gencives les deux bords du sillon dentaire, qui vont à la rencontre l'un de l'autre. Le processus serait donc identique dans les deux cas.

Pour ce qui concerne les perles épithéliales de la région du raphe de la voûte palatine, l'enclavement de cellules épithéliales au niveau de la soudure des lames palatines entre elles et avec la cloison, ou avec l'intermaxillaire en avant, explique très bien leur mode de formation. C'est ainsi que j'ai interprété les trois masses épithéliales de la région de l'intermaxillaire se rencontrant chez le fœtus après l'occlusion de la voûte palatine (1) (voir le précédent travail).

Si maintenant on examine les abondantes proliférations épithéliales en rapport avec le développement des germes de l'émail, on voit immédiatement qu'il s'agit là d'un phénomène tout différent. Et même le premier stade de formation du germe de l'émail n'est pas un accolement de deux surfaces primitivement séparées « die beiden Zahnwälle verwachsen oben miteinander, » dit Epstein, mais il y a plutôt un bourgeonnement de l'épithélium vers la profondeur.

Ce bourgeonnement a lieu, non seulement aux dépens du cordon épithélial unissant le germe dentaire à la surface (2), mais même aux dépens des germes de l'émail des dents de remplacement. Les figures 5 et 6 montrent en α de véritables nuages de globes épithéliaux, ne formant plus un cordon continu, mais se prolongeant au loin dans l'épaisseur de la muqueuse palatine, et dont on voit (fig. 6) la continuité avec le germe d'une dent définitive.

---

(1) Epstein, *loc. cit.*, p. 14, signale également, chez un fœtus du quatrième mois, deux masses épithéliales placées profondément de chaque côté de la ligne médiane dans la région de l'intermaxillaire. Il ne les interprète pas cependant comme les segments inférieurs des conduits naso-palatins.

(2) Kollmann, *Entwickl. d. Milch-und Ersatzzähne beim Menschen.* (Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. XX, 1869. Taf. XV, fig. 5), représente de ces bourgeonnements épithéliaux formant de véritables arborisations. Il les met en rapport avec l'évolution de dents surnuméraires.

Ce n'est pas seulement au niveau des sillons dentaires que l'on constate la prolifération des cellules épithéliales vers la profondeur, mais en différents endroits, et spécialement au niveau des plis transversaux de la voûte palatine on voit se manifester cette tendance.

La figure 6 montre en β la couche profonde de l'épithélium buccal proliférant vers la profondeur de façon à constituer un véritable réticulum de cordons épithéliaux.

Il y a des réseaux plus compliqués encore, au point que l'ensemble affecte l'aspect d'un cancroïde. Il semblerait donc qu'il y ait dans le revêtement corné de la muqueuse palatine embryonnaire une tendance à la prolifération profonde, dont la formation d'organes épithéliaux spéciaux comme les germes de l'émail ne serait qu'un cas particulier. Les globes épithéliaux que l'on trouve en dehors du raphe seraient les derniers restes de ce bourgeonnement épithélial.

Nous croyons donc pouvoir admettre deux catégories de perles épithéliales dans la voûte palatine du fœtus :

1° Celles qui se sont formées d'une manière passive par l'accolement de surfaces primitivement séparées et l'enclavement du revêtement épithélial qui les recouvrait.

Nous classons dans ce groupe les globes épithéliaux situés sur la ligne médiane et ceux résultant de la soudure des lames palatines avec l'intermaxillaire.

(De la même cause dépend la formation de globes épithéliaux en d'autres régions du corps où il y a eu formation d'un raphe, au prépuce, par exemple [Epstein]).

2° Celles que l'on trouve sur la voûte palatine en dehors du raphe, et qui, soit qu'elles doivent leur origine à des restes de germes de l'émail (Waldeyer, Kölliker) ou à des proliférations de l'épithélium en dehors des régions où se développent les dents, semblent, dans tous les cas, être l'indice d'une activité formative spéciale des éléments épithéliaux de la voûte palatine.

EXPLICATION DES FIGURES.

Planche XXIII, fig. 2, 3, 4, 6.

Voir l'explication des figures du travail précédent pour les figures 2 à 4.

Fig. 6. Section frontale par la partie antérieure de la voûte palatine; enfant nouveau-né. Ampl. 20 diamètres. Détails Hartn. ocul. 2, syst 5.

i m = intermaxillaire.
d = germe dentaire (incisive médiane de remplacement).
e = lacune d'où est tombée la masse de cellules épithéliales sur la ligne médiane.
α = amas de globes épithéliaux en rapport avec le germe de la dent définitive.
β = réticule épithélial proliférant vers la profondeur de la muqueuse.

QUELQUES PHASES

DU

DÉVELOPPEMENT DU PETROMYZON PLANERI

(PREMIÈRE COMMUNICATION),

PAR

J. P. NUEL.

TRAVAIL DU LABORATOIRE DE PHYSIOLOGIE DE L'UNIVERSITÉ DE GAND.

Planches XXIV et XXV.

On a signalé à diverses reprises des phénomènes de contractilité et de locomotion des globes segmentaires chez différents animaux. Nulle part, peut-être dans la série des Vertébrés, ces phénomènes ne se présentent avec une évidence aussi grande que chez le *Petromyzon Planeri*. Ce travail est avant tout une contribution à l'étude des rôles mécaniques joués par les cellules de l'œuf en voie de développement. Ces phénomènes ayant lieu surtout vers l'époque où apparaît la première ébauche de l'embryon, nous aurons l'occasion d'envisager aussi la formation des feuillets et des organes primordiaux. On verra que les travaux récents qui ont paru sur ce point du développement du *Petromyzon* sont loin d'avoir épuisé le sujet.

Nous aurons à parler d'abord d'un phénomène de contractilité survenant dans l'œuf immédiatement après la fécondation. Mais le sujet proprement dit de ce travail comprend la manière dont

la cavité de segmentation disparaît, et dont naissent le tube digestif primaire ainsi que les feuillets embryonnaires.

A. — *De la contraction du vitellus après la fécondation.*

Il est curieux de constater qu'à plusieurs reprises, les meilleurs observateurs, s'occupant de l'œuf de *Petromyzon*, n'ont pas remarqué ou ont mal vu des détails très apparents, qui semblent devoir sauter aux yeux. Le premier exemple de ce genre nous est donné par l'espèce de micropyle, situé dans le vitellus au pôle actif de l'œuf, et décrit par Aug. Mueller (1) sous le nom de *couvercle*. Ce couvercle, tellement apparent que je l'ai d'abord remarqué à l'œil nu, n'est pas même signalé dans le beau travail de Max Schultze (2), qui, sur une foule de détails, notamment la segmentation, donne les indications les plus exactes.

Un second point très facile à constater a échappé à l'attention de Calberla (3), et a été incomplètement poursuivi par Kupffer et Benecke (4); il s'agit de la manière dont s'opère le retrait du vitellus à la suite de la fécondation. Je ne me serais pas étendu longuement sur un sujet aussi simple si je n'avais à rectifier à cet égard les assertions d'auteurs qui m'ont précédé.

Le retrait du vitellus, tel qu'on le constate environ un quart d'heure après la fécondation, ressortira de la comparaison entre les figures A et F (voir page suivante) dont la première montre l'œuf non fécondé, le vitellus étant appliqué partout contre le

---

(1) A. Mueller, *Ueber die Befruchtungserscheinungen im Eie der Neunaugen*, Kœnigsberg, 1864.

(2) Max Schultze, *Die Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri*, Haarlem, 1856. Mémoire couronné.

(3) E. Calberla, *Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri*, in Zeitschr. f. wiss. Zoologie, t. XXX, 3me fasc. 1877.

(4) C. Kupffer et B. Benecke, *Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen*. Kœnigsberg, 1878. Dédié à Th. Schwann.

chorion (l'œuf étant dessiné de profil, le pôle actif en haut); la dernière montre le retrait, quand il s'est opéré sur tout le pourtour de l'œuf.

L'un des auteurs qui ont décrit les premières conséquences de la fécondation, Calberla, va jusqu'à prétendre que ce retrait est le résultat de simples phénomènes endosmotiques : l'eau ambiante, pénétrant de tous côtés à travers le chorion, distendrait ce dernier; le vitellus conserverait à peu près ses dimensions. L'auteur a même fait des expériences d'endosmose avec des liquides colorés, et je ne comprends pas comment, lors de ces essais, il n'a pas vu la vérité si apparente.

Kupffer et Benecke soutiennent que le retrait est un phénomène actif. Ils établissent d'abord qu'après l'apparition de l'espace clair entre le chorion et le vitellus, ce dernier, contrairement à une assertion de Calberla, a un moindre volume qu'avant la fécondation. Du reste, ils ont *vu* une contraction, qui avait toutes les apparences d'être active, commencer au pôle actif, et descendre de là sur l'œuf. Seulement, ils paraissent avoir abandonné le phénomène quand il est arrrivé au point représenté par notre figure C, qui reproduit en somme une de celles données par les deux auteurs. Ils n'ont pas vu la seconde phase de la contraction, dont l'observation lèvera les doutes du plus sceptique. Je me figure que ces auteurs se sont servis d'objectifs un peu forts, ne permettant pas d'embrasser l'œuf d'un coup d'œil d'ensemble. Dès lors, arrêtés devant les phénomènes peut-être plus attrayants qui se passent au pôle actif, ils ont perdu de vue le reste de l'œuf.

Le fait est que l'apparition d'un espace ou fente (remplie d'un liquide clair) entre le vitellus et le chorion est le résultat d'une onde contractile qui, conformément à ce que disent Kupffer et Benecke, naît au pôle actif du vitellus, peu de secondes après la fécondation, parcourt d'un mouvement lent, mais continu, toute la surface du vitellus, et finit au pôle opposé, tout le phénomène ayant évolué, selon la température ambiante, dans l'espace de dix à douze minutes. Le phénomène est d'ailleurs tellement apparent qu'on le voit à l'œil nu, et surtout

avec une simple loupe; un grossissement de 50 à 100 le rend naturellement plus manifeste.

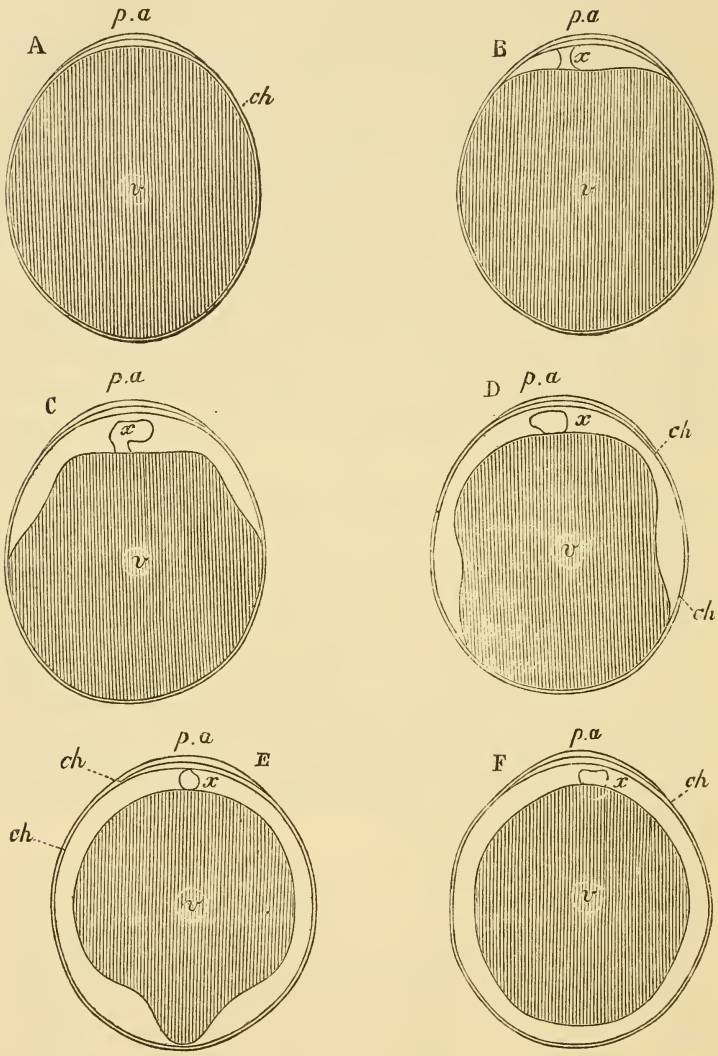


Fig. A, B, C, D, E et F. — Profils du même œuf, montrant l'onde contractile qui parcourt tout le vitellus, en partant du pôle actif (*p. a.*) de l'œuf, et qui produit le retrait du vitellus. A est l'œuf avant la fécondation; B un dixième de minute; C six minutes; D huit minutes; E onze minutes, et F douze minutes après la fécondation; *p. a*, pôle actif de l'œuf; *v*, vitellus; *ch*, chorion; *x*, protoplasme clair, animé de mouvements amiboïdes, qui, au pôle actif, sort du vitellus pendant que ce dernier s'éloigne du chorion.

Les figures A, B, C, D, E et F représentent le même œuf, respectivement un dixième, six, huit, onze et douze minutes après la fécondation. La dépression annulaire qui procède du pôle actif de l'œuf pour aboutir au pôle opposé est plus profonde au centre. Il ne s'agit pas d'une simple dépression de la surface vitelline qui resterait telle; on voit que derrière la dépression, le vitellus se relève un peu, ne reste pas au niveau où il était lors du maximum de la dépression; mais la surface vitelline n'arrive plus au niveau où elle était avant la contraction, c'est-à-dire contre la surface interne du chorion.

La progression de l'onde est d'ailleurs tellement rapide qu'à un grossissement de 50, l'œil a l'impression immédiate d'un mouvement continu, marqué surtout au moment où la contraction va envahir (fig. E) un dernier reste, proéminant sous forme d'un mamelon, à l'extrémité inférieure de l'œuf. Les choses sont donc telles qu'on *voit* la progression de la contraction, au même titre qu'on *voit* celle des mouvements péristaltiques de l'intestin.

Je n'entreprendrai pas ici de refaire la description des mouvements amiboïdes si intéressants qui se passent (simultanément avec le retrait du vitellus) dans le protoplasme qui fait hernie au pôle actif de l'œuf (dans le couvercle de Aug. Mueller); ils ont été très bien décrits par Calberla, Kupffer et Benecke. J'ajoute seulement que ce protoplasme rentre définitivement dans le vitellus, bientôt (cinq minutes au maximum) après que le retrait vitellin est achevé. Le protoplasme est encore visible pendant quelques minutes après le retrait; mais il semble que, ce processus terminé, il se prépare à rentrer définitivement.

Kupffer et Benecke, ayant observé que lors des mouvements amiboïdes du protoplasme au pôle actif, des parcelles s'en détachent et restent isolées entre le chorion et le vitellus, identifient le phénomène avec l'expulsion des globes polaires. Je crois que provisoirement il faudra s'abstenir d'une telle interprétation du fait. D'abord, mes observations m'ont laissé des doutes sur le point de savoir si dans tous les œufs il se détache une telle par-

celle protoplasmique. Mais ce qui surtout nous engagera à être prudent, c'est une observation que j'ai faite il y a une dizaine d'années. A l'époque de la ponte, on m'apporta une femelle dont tous les œufs paraissaient mûrs, mais adhéraient encore en grappes à l'ovaire, et n'étaient pas encore tombés dans la cavité abdominale. Sur tous le *couvercle* d'Aug. Mueller était très apparent. Chaque œuf présentait entre le chorion et le vitellus un ou deux petits globules arrondis, d'un blanc jaunâtre, très bien délimités, et bien visibles à l'œil nu. Leur diamètre pouvait égaler celui du couvercle. Nous savons que l'expulsion des globes polaires peut avoir lieu avant la fécondation, encore dans l'ovaire; et certes les globules en question répondent assez bien à l'idée que nous avons sur ces formations. L'observation date d'une époque où la question des globes polaires n'était pas encore à l'ordre du jour, et j'avoue ne pas avoir fait toutes les recherches qu'il faudrait instituer pour décider de la signification de ces globules.

Mes observations au sujet de la pénétration des spermatozoaires dans l'œuf ne sont pas assez complètes pour qu'elles me permettent de décider entre Calberla d'une part, Kupffer et Benecke d'autre part, dans la question de savoir si un seul spermatozoaire pénètre toujours à travers un micropyle, c'est-à-dire à travers un canal préformé dans le chorion, ou bien si un ou plusieurs spermatozoaires traversent le chorion en des endroits variables, mais en dedans des limites de la « Flocke » d'Aug. Mueller.

B. — *Segmentation, formation du tube alimentaire et disparition de la cavité de segmentation.*

Pour autant que mes observations soient achevées, je ne pourrais guère que reproduire la description classique que Max Schultze a donnée de la segmentation; je la passe donc sous silence, en faisant observer toutefois qu'un commencement bien manifeste de cavité de segmentation existe dès le troisième sillon.

Dans une note très succincte, Calberla (1) avait cru devoir modifier la description de Schultze en un point essentiel. L'embryon serait, d'après Calberla, isolé dès le premier sillon : des deux segments, le plus petit donnerait naissance à l'embryon, tandis que le second serait le vitellus nutritif. Scott (2) a déjà relevé cette assertion comme erronée, et je me range en ceci absolument de son côté. Les phénomènes se passent bien comme M. Schultze l'a dit. Assez souvent, il est vrai, l'un des deux premiers segments est notablement plus gros que le second, mais l'un et l'autre contribuent, par leur partie supérieure, à former l'embryon.

Je prends l'œuf où, d'après les idées courantes, l'épibolie est sur le point d'être achevée, c'est-à-dire où les cellules dérivant de l'hémisphère supérieur de l'œuf, disons les cellules épiblastiques, ont envahi une grande partie de l'hémisphère inférieur ou vitellus dit nutritif.

Calberla avait déjà remarqué que l'épibolie est moins intense dans un méridien de l'œuf. On exprimera l'état des choses en disant que l'envahissement du vitellus nutritif par l'épiblaste est plus rapide que partout ailleurs suivant une moitié d'un méridien, qu'on suppose parti du pôle supérieur de l'œuf, tandis que suivant l'autre moitié de ce même méridien, elle est plus lente que partout ailleurs. Ce méridien si caractéristique est l'axe futur de l'embryon ; son extrémité marchant le plus rapidement étant l'extrémité caudale de l'embryon, la tête correspondra à peu près au pôle actif de l'œuf. La moitié, je dirai plus paresseuse de ce méridien, donnera l'épiblaste ventral de l'œuf. L'épiblaste dorsal a envahi la moitié du vitellus nutritif qui lui correspond, dès le commencement du troisième jour, alors qu'il faut attendre la fin du huitième jour pour que l'épiblaste ventral arrive jusqu'au pôle inférieur. C'est en ce dernier point que va apparaître le blastopore ou anus de Rusconi.

---

(1) Calberla, *Zur Entwicklung des Medullarrohres u. d. Chorda dorsalis, etc. d. Petromyzonten*, in Morphol. Jahrbuch, 1877. p. 246.

(2) W.-B. Scott, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten*, in Morphologisches. Jahrbuch, t. VII, p. 101, 1881.

Quand du deuxième au troisième jour, la cavité de segmentation est très bien développée (elle occupe peut-être un peu plus que la moitié supérieure de l'œuf), sa voûte est constituée par trois rangées de cellules, le fond en est constitué par le vitellus jaune, dit aussi nutritif. A ce moment, une différence assez accusée de grandeur existe encore entre les cellules de la voûte et celles du plancher, celles-là étant plus petites que celles-ci. A partir de cette période, les globes vitellins du plancher diminuent de calibre plus rapidement que les cellules de la voûte, surtout aux endroits où les deux espèces d'éléments sont contigus; il n'y a plus ici une limite tranchée pour ce qui regarde la grandeur des cellules. Au centre de la masse du vitellus nutritif, il y a un noyau de globes qui sont et resteront longtemps plus volumineux que les cellules de la voûte et le reste des cellules du vitellus dit nutritif. Ce noyau a été envisagé par Calberla comme étant le vitellus nutritif par excellence; il serait destiné à disparaître plus tard par voie de résorption, et ses éléments ne contribueraient pas directement à constituer l'embryon.

Le fait est qu'aucun des globes segmentaires n'est destiné à disparaître par voie de résorption, et que tous indistinctement contribueront tôt ou tard à former l'un ou l'autre organe de l'embryon. L'opinion contraire semble être due à la circonstance suivante. Une fois la segmentation achevée, les divers organes embryonnaires se forment à des époques très différentes. Les globes segmentaires qui donnent lieu aux organes les plus précoces continuent à se subdiviser, se réduisent dans leur volume, leurs grains vitellins diminuent de calibre, et ils ont des contours assez bien accusés. Au contraire, les globes qui contribueront à former des organes dont l'apparition est plus tardive, restent provisoirement au repos, ne se subdivisent pas, et par conséquent ne diminuent pas de calibre. Quoique ce détail ne rentre pas directement dans le sujet de la communication présente, disons cependant que le noyau à grosses cellules en question donnera naissance avant tout au foie et peut être à une partie du tube digestif. Or, le foie est un des organes qui, chez

le *Petromyzon*, font leur apparition en dernier lieu. Jusque vers le douzième jour environ, les grosses cellules du noyau vitellin central restent inactives, avec leur calibre primitif, alors qu'à peu près toutes les autres cellules ont beaucoup diminué de calibre. Jusque dans des stades très avancés, nous retrouverons ce noyau de grosses cellules gorgées de gros grains vitellins. Alors que les autres cellules sont plus ou moins polygonales par pression réciproque, et ont des contours assez bien accusés, grâce à la présence de membranes cellulaires bien manifestes, les cellules du noyau en question s'arrondissent, et leurs contours s'effacent plus ou moins; on dirait que ces protoplasmes confluent. Remarquons ici que cet aspect est un fait général pour les cellules qui sont depuis longtemps au repos. Mais vienne le moment ou le foie va se former, et l'activité de ces grandes cellules se réveille: leurs contours apparaîssent très nettement, elles diminuent rapidement de calibre par suite de la division cellulaire, et les grains vitellins se réduisent dans leur volume.

A partir du troisième jour environ, nous avons donc au centre du vitellus nutritif ce noyau à grandes cellules, ses éléments passant insensiblement à la périphérie dans les cellules environnantes, et par leur intermédiaire dans celles de la voûte de la cavité de segmentation. Il en résulte qu'à partir de ce moment (toute pigmentation faisant défaut), il devient difficile de différencier toujours les cellules dérivant de l'hémisphère supérieur de celles dérivant de l'hémisphère inférieur de l'œuf.

En général cependant, les cellules de la voûte (épiblastiques) se distinguent de celles du vitellus nutritif par la petitesse de leurs grains ou cristaux vitellins. Alors que les cellules du vitellus nutritif sont gorgées de cristaux volumineux, celles de l'épiblaste en renferment de plus petits, et peut-être en plus petit nombre. Mais encore une fois, cette particularité ne suffit pas à faire la distinction dans tous les cas. La différence est toujours bien accusée entre la partie dorsale de l'épiblaste et le vitellus nutritif; les cellules épiblastiques y sont toujours notablement plus finement granulées que dans les globes vitellins sous-jacents.

Remarquons toutefois que ces grandeurs, assez constantes pour

les œufs d'une même femelle, ne le sont plus si on compare les œufs provenant de différents individus. Dans une série, les gros grains avaient en moyenne un long diamètre d'un centième de millimètre; dans une autre, cette valeur ne dépassait guère un cent cinquantième de millimètre. Le petit diamètre est à peu près la moitié du grand.

Du côté ventral, les grains vitellins des cellules épiblastiques augmentent insensiblement de grandeur à partir de l'endroit où sera plus tard la tête de l'embryon, c'est-a-dire un peu au delà du pôle supérieur de l'œuf, ou du sommet de la voûte épiblastique. Une coupe faite suivant le méridien axile de l'embryon, dès le milieu du troisième jour, époque à laquelle la présence du blastopore permet une orientation de l'œuf à découper, montrera bien ce dont il s'agit ici. La figure 1 est une telle coupe, mais d'un stade, un peu plus avancé; la cavité de segmentation s'apprête à disparaître. La coupe intéresse la cavité digestive primaire dans toute sa longueur. Les cellules de la voûte, disposées actuellement sur une rangée, par endroits encore sur deux, se distinguent aisément de celles qui constituent la masse du vitellus nutritif. Vers la gauche de la figure, on peut poursuivre ces cellules avec leurs petits grains vitellins jusque tout contre l'anus de Rusconi (bl.), peut-être un peu dans l'intérieur de la cavité digestive (t. d.). — Mais du côté ventral, à droite dans la figure, nous voyons un peu au delà du sommet de la voûte les grains vitellins s'accroître insensiblement, et à l'angle d'union de la voûte avec le vitellus nutritif, il n'y a aucune ligne de séparation du chef de la grandeur des grains vitellins. Il ressort du reste clairement de cette même figure qu'à ce stade, c'est-à-dire au moment où la cavité de segmentation va disparaître, le vitellus dit « nutritif » est encore largement à nu du côté ventral. n'y est pas encore envahi par l'épiblaste.

Le terme d'épiblaste attribué aux cellules dérivant de l'hémisphère supérieur de l'œuf n'a pas besoin d'explication. De même aussi nous désignerons sous le nom d'hypoblaste, ou d'hypoblaste primitif, toute la masse du vitellus dit « nutritif. » Cette masse

hypoblastique, comme nous le verrons amplement dans la suite, va donner naissance à l'hypoblaste définitif et au mésoblaste.

Arrêtons-nous un moment à une particularité de structure des cellules épiblastiques qui permet souvent de les différencier des cellules sous-jacentes. La figure 1 et diverses autres montrent à l'extrémité interne, centrale des cellules épiblastiques, des espèces de vésicules, d'ampoules proéminentes vers la cavité de segmentation, et semblant ne contenir qu'un liquide clair. Cette apparence, due à l'absence de grains vitellins, et probablement aussi de protoplasme à l'extrémité interne des cellules, existe déjà au moment où la voûte est composée de trois rangées cellulaires; elle est bornée alors aux cellules formant paroi à la cavité. Elle se retrouvera encore très tard, alors que l'embryon est plus ou moins formé, et permettra longtemps de trouver la ligne de délimitation entre les cellules épiblastiques et les cellules sous-jacentes. Quelque chose d'analogue se rencontre souvent sur les cellules formant paroi au tube digestif primitif, et jusqu'à un certain point partout entre deux formations hétérogènes qui se touchent. Ainsi la limite entre le mésoblaste et l'hypoblaste secondaire apparaît sous forme d'une bande claire, due à ce que là où les cellules d'organes différents se touchent, les grains vitellins, et peut-être le protoplasme, manquent au contact de la ligne de démarcation. Ce dernier caractère, joint à celui qui est tiré de la grosseur relative des grains vitellins, suffisent souvent à décider si une partie de l'œuf est, oui ou non, envahie par l'épiblaste. Trop souvent on se trouve néanmoins dans l'incertitude absolue de décider si telle ou telle cellule dérive de l'épiblaste ou du vitellus nutritif.

L'épibolie est donc très tardive du coté ventral. Il en résulte que la surface de l'œuf vivant est longtemps jaunâtre et bosselée du coté ventral, contre l'anus de Rusconi, alors qu'ailleurs, dans les limites de l'épibolie, la surface de l'embryon a blanchi. Du huitième au neuvième jour, l'œuf blanchit également en ce dernier endroit, et alors on trouve sur des coupes que l'épibolie s'est complétée. Il en résulte également qu'à un stade primitif, la coupe méridionale de l'œuf n'offre pas deux culs-de-sac, en quel-

que sorte deux tubes digestifs primitifs, comme cela a été figurée par les auteurs pour la plupart des Batraciens anoures.

Je ferai remarquer ici, sous forme de parenthèse, que la distinction entre une partie finement granulée de l'épiblaste, et une partie à grosses granulations, existe dès les premiers sillons segmentaires, et même, d'après des observations trop incomplètes encore pour être publiées en détail, déjà dans l'œuf non segmenté et même avant la fécondation. Ainsi une coupe méridionale convenable faite après l'apparition du troisième sillon segmentaire, montre une petite cavité (de segmentation) centrale, losangique, recouverte en haut de deux cellules plus petites, à fins grains vitellins, et fermée en bas par deux cellules à grosses granulations. Des deux petites cellules, l'une ne renferme que de fines granulations; l'autre en renferme de grandes, surtout dans sa partie inférieure, contre la grande cellule du plancher de la cavité. La première de ces cellules donne naissance à l'épiblaste dorsal, la seconde à l'épiblaste ventral. L'opposition entre l'épiblaste dorsal et l'épiblaste ventral existe donc dès le premier sillon, puisque les deux petits globes sont donnés dans la partie supérieure des deux premiers globes de segmentation ; elle ne s'efface plus dans les phases suivantes, et nous la retrouvons encore dans la figure 1 et dans toutes les suivantes. Comme l'axe nerveux de l'embryon se formera dans la ligne médiane de la partie finement granulée, à commencer par le sommet du dôme épiblastique (ou du pôle actif de l'œuf non segmenté), on peut dire que l'axe embryonnaire est caractérisé sans le moindre doute dès le commencement de la segmentation; et si mes observations venaient à se confirmer, cet axe serait caractérisé à un certain point de vue dans l'œuf non segmenté et non fécondé. En effet, les auteurs qui ont décrit la structure intime de l'œuf non fécondé ont omis certains détails qui, rapprochés de ce qui précéde, acquièrent une certaine importance.

D'une manière générale la calotte supérieure du vitellus non segmenté est à grains vitellins très fins; le reste, la plus grande partie, est à granulations plus volumineuses, variant toutefois entre certaines limites d'un endroit à l'autre. Il ne faudrait tou-

tefois pas se figurer la séparation entre les deux parties sous forme d'un plan transversal. Si l'on obtient souvent des coupes qui parlent en ce sens, on en trouve cependant où d'un côté les gros grains se prolongent sous forme d'un coin dans la partie supérieure, finement granulée, beaucoup plus loin que du côté opposé. Il faut en conclure que d'un côté, dans une moitié latérale, la calotte supérieure renferme beaucoup plus de gros grains que dans l'autre moitié. Si maintenant, par la pensée, nous coupons l'œuf par les deux ou trois premiers plans de segmentation, nous arrivons à cette opposition entre l'épiblaste dorsal et l'épiblaste ventral, décrite plus haut. On peut donc dire qu'à un certain point de vue, l'embryon est préformé dans l'œuf non fécondé; que telle partie de l'œuf non fécondé va donner naissance à l'épiblaste ventral, et telle autre à l'épiblaste dorsal ou au système nerveux. La position de l'axe embryonnaire futur est déjà parfaitement marquée. La distinction s'étend même jusqu'à la moitié inférieure de l'œuf, en ce sens (mais ici je n'ai pas poursuivi les détails) que la partie la plus grossièrement granulée donnera probablement le noyau vitellin central, et par conséquent le foie.

Quand la segmentation proprement dite est achevée, quand la cavité de segmentation est en son plein développement, au moment où va apparaître le tube digestif primaire, les cellules constituantes de la voûte se sont disposées sur deux rangées et s'apprêtent déjà à se mettre sur un seul plan. Le vitellus jaune, l'hypoblaste primitif, est envahi d'un côté par l'épiblaste à peu près jusqu'au pôle inférieur de l'œuf. Il est composé de globes vitellins entourés de membranes très visibles (1), polyédriques par

(1) On sait que l'existence d'une membrane autour des globes segmentaires est fortement contestée ; que notamment cette membrane semble faire défaut lors de la segmentation des œufs de Batraciens anoures et de Tritons. La première coupe venue d'un œuf de Pétromyzon en voie de segmentation montrera que chaque cellule est entourée d'une membrane, aussi bien délimitée du côté interne que du côté externe. Cette membrane existe dès les premières subdivisions. On peut la voir isolée des parties sous-jacentes dans la plupart des coupes un peu minces. Là où deux cellules se touchent, la membrane paraît être unique, néanmoins en plus d'un

pression réciproque. Au centre de la masse existe le noyau de cellules plus grosses, moins bien délimitées; plus tard seulement, d'après une remarque faite déjà, elles ont à jouer un rôle actif. Depuis quelque temps déjà, à partir du moment où la segmentation proprement dite a été achevée et où l'épibolie a commencé, les cellules hypoblastiques étaient au repos. Plus ou moins polyédriques par pression réciproque, et se touchant intimement, elles semblent ne plus s'être livrées à une activité de multiplication. Du côté de la cavité de segmentation, la masse hypoblastique est limitée par un plan à peu près uni, les globes individuels n'y faisant guère de saillies.

Les choses vont changer notablement quand le tube digestif fait son apparition, ce qui arrive, selon la température régnante, au commencement ou vers la fin du troisième jour.

L'apparition du tube digestif est précédée et accompagnée par une activité spéciale de cellules de la masse hypoblastique, consistant en des phénomènes de contractilité et de locomotion

---

endroit on la voit se dédoubler, ses deux feuillets offrir une déhiscence, entre deux cellules voisines. Là où trois cellules se touchent en un point, on la voit manifestement se prolonger en trois feuillets. Il n'en est pas moins vrai qu'entre deux cellules voisines, les deux feuillets semblent n'en faire qu'un seul et ne s'isolent pas si, par exemple, on écrase la préparation. La membrane existe au complet dès qu'une cellule s'est divisée en deux. Elle paraît du reste jouer, à l'égard de son contenu, un rôle analogue à celui que remplit le chorion à l'égard du vitellus. Elle constitue donc une espèce d'enveloppe plus ou moins inerte, une espèce de coque qui ne contribue guère à la vie de la cellule y renfermée. Ainsi elle ne pénètre pas entre les deux cellules qui viennent de se former par division, mais une nouvelle lamelle naît ici au moment même de la division, par un processus analogue à celui qu'on a si bien observé dans les plantes. Le protoplasme peut se retirer et n'occuper qu'une partie de l'espace circonscrit par la membrane; et c'est ainsi que naissent ces ampoules claires que nous avons signalées à plusieurs reprises. Ces ampoules se développent surtout aux endroits où plus tard vont se former des creux, par exemple à l'apparition du foie. Les protoplasmes se retirent ici périphériquement, et les membranes paraissent même disparaître; la lumière d'un canal est dès lors formée. En général, les membranes des grandes cellules semblent disparaître, être résorbées, en procédant par parties, pendant qu'une nouvelle lamelle apparaît là où deux nouvelles cellules se séparent par voie de division.

de ces éléments, ainsi qu'en des tractions exercées par eux d'une manière très évidente sur des groupes de cellules voisines. Ces phénomènes offrent le plus grand intérêt, car ils vont nous permettre de soulever un petit coin du voile qui nous cache encore l'action des forces mécaniques intercellulaires qui interviennent dans la formation de l'embryon.

En guise de parenthèse, intercalons ici quelques détails sur le rhythme suivant lequel se fait la segmentation. Ce phénomène a lieu, comme on le sait du reste, d'une manière intermittente. Dès le commencement de l'évolution, l'œuf, examiné à la loupe, rentre dans une espèce de repos après chaque nouvelle division ; les globes s'aplatissent par pression réciproque et l'œuf peut ressembler à ce qu'il était avant la segmentation. Après un repos d'autant plus court que l'évolution est plus avancée, les globes s'arrondissent, la surface de l'œuf devient bosselée, de petites lacunes apparaissent entre les cellules arrondies : nous entrons dans une phase d'activité, car effectivement les cellules vont se diviser ; puis tout rentre au repos, pour reprendre un peu plus tard. Une fois la segmentation proprement dite achevée, les cellules hypoblastiques tombent dans un repos prolongé, alors que les éléments épiblastiques continuent à se diviser et à se réduire dans leur volume, et conduisent au phénomène de l'épibolie. Quand l'épibolie est arrivée à un certain degré, une partie des cellules hypoblastiques entre en activité, après un repos prolongé, activité qui conduit à la formation du tube digestif, comme nous allons le voir. Cependant, un groupe central de cellules hypoblastiques ne sort pas encore de son repos. Nous avons déjà dit que beaucoup plus tard, ces cellules vont se réveiller de leur sommeil, et donner naissance au foie notamment. Quand un groupe de cellules entre ainsi en activité, non seulement leur calibre diminue, mais aussi les grains vitellins y contenus semblent se fondre, se réduire dans leur calibre. Peut-être entreprendrons-nous un jour de déterminer exactement l'ordre suivant lequel on observe cette espèce d'entrée en scène des différents groupes cellulaires, en nous guidant d'après les dimensions des cellules et de leurs grains vitellins. Dans une

recherche de ce genre, il faudra toutefois ne pas oublier que pour un même stade de l'évolution embryonnaire, la grandeur des cellules et celle des grains vitellins varient beaucoup dans des œufs pris sur différentes femelles. La grandeur des cristaux vitellins dépend peut-être de la nutrition plus ou moins bonne de la femelle ; la grandeur des cellules nous paraît dépendre (comme nous le verrons plus loin) au moins en partie, de la température ambiante. Quand cette température est relativement élevée, l'évolution est rapide, et les déplacements cellulaires se font avant que la multiplication cellulaire, et partant la réduction du calibre des cellules, soient arrivées au même degré que si la température est plus basse. Chez le *Petromyzon* au moins, des mensurations du genre de celles dont nous parlons devront donc se faire sur les œufs extraits d'une seule femelle.

Revenons maintenant à la formation du tube digestif. A l'endroit où il va se former, les cellules hypoblastiques, restées au repos depuis quelque temps, s'arrondissent, puis s'allongent, et s'orientent avec leur long axe dans la direction de l'axe futur de l'embryon. L'allongement est tel que le long diamètre acquiert le triple et le quadruple du petit; les cellules commencent par devenir des ellipsoïdes à faible excentricité, puis plus forte, et leur section longitudinale finit par être un fuseau très allongé. Entre-temps les grains vitellins, orientés jusqu'ici dans toutes les directions, se placent tous avec leurs grands axes dans un des petits diamètres, transversaux, de l'ellipsoïde. Cette orientation, dont on voit des exemples nombreux dans nos figures (1, 2 et 4), donne un aspect tout particulier, de striation transversale, à l'élément cellulaire. En même temps que s'opèrent ces changements dans l'aspect des cellules, on voit apparaître entre elles un réseau de nombreuses lacunes, un peu plus prononcées que celles que nous avons signalées pendant la segmentation proprement dite. Tout cela nous indique un réveil de l'activité cellulaire, activité consistant en des changements de forme, en une multiplication cellulaire par division, et en des phénomènes de locomotion des plus curieux. Allongement des cellules et orientation transversale des cristaux vitellins, ces deux phénomènes vont coïncider,

à partir de ce moment, avec le réveil de l'activité des cellules hypoblastiques. Cette activité est cependant loin d'envahir tous les éléments hypoblastiques à la fois. Nous verrons qu'au contraire elle cesse dans certaines cellules alors qu'elle en atteint un autre groupe. Dès que dans un stade ultérieur, un de ces ellipsoïdes va se fixer et rentrer dans un repos relatif, nous le verrons diminuer d'excentricité, se rapprocher de la forme sphérique, et finir par devenir plus ou moins polyédrique par le fait de la pression exercée sur lui par les éléments voisins. Dès que l'excentricité de l'ellipsoïde diminue, nous verrons aussi les grains vitellins se désorienter de nouveau dans toutes les directions.

Ces modifications cellulaires coïncident toujours avec la formation du tube digestif; on les constate dès que ce dernier est ébauché. Mieux vaudrait peut-être dire que cette activité cellulaire précède la formation du tube digestif. En effet, dès que la moindre trace de ce tube existe, on trouve que les cellules hypoblastiques qui l'environnent, particulièrement vers son sommet borgne, subissent les modifications indiquées. La paroi même du canal est formée par des cellules redevenues rondes, ou plutôt polyédriques, se touchant intimement; elle est donc complète, et la lumière du tube ne communique nulle part avec le système des fentes intercellulaires. Ces détails ressortiront de la figure 5, qui toutefois représente un stade un peu plus avancé que celui que nous envisageons ici.

La transformation des globes vitellins apparaît d'abord suivant l'axe embryonnaire (déjà ébauché par l'apparition d'un petit cul-de-sac digestif). Elle commence contre l'anus de Rusconi, et de là s'étend rapidement en devançant toujours le tube digestif. On voit que c'est dans le demi-méridien où l'épibolie est la plus avancée que le processus se montre d'abord et avec le plus d'intensité. Il s'étend de là en largeur et envahit peu à peu toute la surface de l'hypoblaste, en même temps que suivant l'axe embryonnaire, il arrive au contact de la cavité de segmentation. Un noyau central de globes vitellins n'y prend cependant aucune part (fig. 1 et 7, N); nous savons déjà que ces cellules ne sortiront de leur torpeur que plus tard.

A mesure que les choses marchent, le processus en question finit donc par atteindre, suivant l'axe embryonnaire, la surface vitelline du côté de la cavité de segmentation. Nous arrivons ainsi au stade de la figure 1, qui représente une coupe longitudinale de l'embryon, ou plutôt du tube digestif. Dans l'angle d'union de l'épiblaste avec la masse hypoblastique, du côté du tube digestif, disons du côté dorsal de l'embryon, les cellules épiblastiques se sont allongées en fuseaux et se soulèvent le long de la voûte épiblastique, délimitant un système très développé de lacunes intercellulaires. Les cellules allongées, soulevées, offrant l'orientation typique de leurs grains vitellins, s'alignent bout à bout, l'une soutenant ou soulevant en quelque sorte l'autre. Le fait est qu'il s'agit de plans cellulaires soulevés, dont la section transversale présente naturellement une seule rangée cellulaire. La modification cellulaire commence déjà à envahir le plan superficiel, faisant paroi à la cavité de segmentation. Un peu plus tard, les cellules situées à l'angle ventral présenteront le même phénomène, et s'élèveront le long de la voûte épiblastique. Toujours cependant les choses sont moins avancées ici que du côté dorsal. Enfin toute la couche superficielle de l'hypoblaste subira ces modifications, non seulement du côté de la cavité de segmentation, mais sur tout le pourtour de la masse vitelline.

Les cellules continuant de s'élever le long de l'épiblaste, du côté dorsal, le plan cellulaire faisant paroi à la cavité de segmentation sera soulevé dans son ensemble en une espèce de nappe relevée davantage aux deux angles d'union de l'épiblaste avec l'hypoblaste. Entre-temps, la couche sous-jacente de cellules s'apprête à évoluer dans le même sens; ses éléments s'arrondissent d'abord, deviennent des ellipsoïdes de plus en plus allongés, et les cristaux vitellins s'orientent suivant les petits diamètres des fuseaux. Nous arrivons ainsi au stade représenté par la figure 2.

Plusieurs couches cellulaires se sont soulevées dans toute l'étendue du plancher de la cavité de segmentation, et par leurs cellules extrêmes, montent de plus en plus vers le sommet du dôme épiblastique. Les cellules extrêmes tendent à s'appli-

quer en une couche continue contre la face interne de l'épiblaste. Cette couche ne tardera pas à devenir complète; elle est remarquable en ce que beaucoup plus tard encore, quand déjà les cellules plus centrales se seront confondues en une masse compacte et seront redevenues polyédriques par pression réciproque, elle sera distincte et assez bien délimitée du côté interne. Dans la suite, quand l'épiblaste aura envahi tout l'œuf du côté ventral, la couche en question constituera une seconde couche distincte de l'œuf, emboîtée de tous côtés par l'épiblaste. Disons, dès à présent, que la couche en question constituera le mésoblaste. Ce dernier se différencie donc dès maintenant de la masse hypoblastique ou vitelline.

Nous avons déjà dit que les colonnes de cellules alignées dans notre figure 2, entre autres, sont en réalité les coupes transversales de plans cellulaires. On n'a, pour s'en convaincre, qu'à déplacer le foyer du microscope. On trouve de plus que deux plans voisins se rapprochent et finissent par se rencontrer, de sorte que la cavité de segmentation est maintenant subdivisée en plusieurs compartiments par des plans cellulaires anastomosées. Les compartiments (remplis, comme la cavité primordiale, d'un liquide clair) communiquent du reste ensemble, car le plan cellulaire vu de champ présente de nombreuses lacunes de la grandeur d'une cellule environ, à tel point qu'on pourrait presque dire que le plan est composé d'un réseau cellulaire à mailles relativement petites. Nous reviendrons plus loin sur les phénomènes de motilité et de division des cellules soulevées. Ajoutons ici que les cellules qui approchent de la voûte épiblastique s'allongent outre mesure, ont l'air de se redresser et tendent à atteindre par des prolongements la face interne de cette voûte. Bien souvent on voit comme une forêt de colonnes (sur une coupe un peu épaisse) à pied élargi inférieur, et surmontées de chapiteaux élargis dès qu'elles ont atteint la voûte (fig. 3).

Dans la coupe de la figure 2, le rasoir a bien touché l'axe embryonnaire du côté dorsal, mais il a dévié sensiblement de la ligne médiane du côté ventral. Si elle était un plan médian idéal de l'œuf, la masse vitelline serait plus volumineuse. Ainsi, on

n'y voit pas le noyau de cellules plus grandes, arrondies et à grains vitellins plus gros, visible dans la figure 1.

Nous reviendrons plus loin sur la manière dont disparaissent les compartiments ou subdivisions de la cavité de segmentation. Revenons un peu en arrière pour nous occuper de la formation du tube digestif, et envisageons à cet effet la figure 1, où le canal alimentaire est coupé suivant toute sa longueur. L'extrémité borgne du canal y est arrivée contre la surface libre primitive du vitellus nutritif. La manière dont il s'agrandit en longueur ressort de cette figure, ainsi que de la figure 2. C'est contre la cupule alimentaire borgne que les cellules hypoblastiques s'allongent en plus grand nombre. Tout contre le sommet du tube, les cellules tendent à s'arrondir, leurs grains vitellins se désorientent : ce sont évidemment les éléments qui s'apprêtent à former paroi au tube s'allongeant rapidement, et qui le lendemain (fig. 2) aura poussé jusque dans la cavité de segmentation. Il y est précédé par les cellules vitellines qui montent le long de la voûte.

Ici apparaît manifestement, sur une coupe longitudinale (mieux encore sur une coupe transversale, pl. XXV, fig. 5M) une couche cellulaire intermédiaire entre la paroi dorsale du tube digestif et l'épiblaste. On voit déjà dans les figures 1 et 2, et ceci se prononcera encore davantage dans la suite, que cette couche est continue avec celle signalée plus haut, et qui tapisse la surface interne de l'épiblaste dans toute son étendue. C'est en un mot le mésoblaste. A ce stade très primitif, nous aurions donc déjà trois feuillets embryonnaires sur la ligne médiane de l'embryon. La couche cellulaire qui forme la paroi dorsale du tube digestif pourrait passer pour une couche hypoblastique.

Les figures 5 et 6 sont des coupes transversales d'un même œuf, d'un stade un peu plus avancé que celui de la figure 2. Sur une coupe longitudinale d'un œuf du même stade, on verrait le tube digestif plus allongé que dans la figure 2. La figure 5 touche la masse hypoblastique; elle passe un peu au-devant du blastopore. La figure 6 représente la seconde coupe (de la série) qui suit celle de la figure 5, d'arrière en avant; aussi ne touche-t-elle

plus le vitellus nutritif, mais seulement le système de lacunes dans lesquelles est subdivisée la cavité de segmentation. Remarquons dans les deux figures la disposition du tube digestif, et l'interposition, entre lui et l'épiblaste, de la couche que nous avons assimilée à un mésoblaste. Dans la figure 6, prise près de la tête de l'embryon, elle entoure tout l'œuf. Dans la figure 5, contre le blastopore, elle n'existe pas encore du côté ventral de l'œuf, pas plus que l'épiblaste; le vitellus nutritif y est encore à nu. Dans la figure 5, des couches de plus en plus nombreuses de cellules vitellines se soulèvent. Leur disposition, dans les figures 5 et 6 rappelle un échafaudage compliqué, servant à soutenir le tube digestif et à le porter dans l'espace le long du plafond de la cavité de segmentation. La coupe qui dans la série de cet œuf suit celle de la figure 6 ne montre plus le tube digestif. L'espace y est traversé par un réseau de plans cellulaires.

Ce qui donc est différencié maintenant dans la masse hypoblastique, c'est la couche mésoblastique et la paroi du tube digestif. Dans un stade plus avancé, nous verrons que la paroi du tube digestif se continue sans ligne de démarcation avec la masse des cellules vitellines, alors que le mésoblaste reste longtemps isolé des cellules sous-jacentes. Nous verrons que les cellules qui forment la paroi dorsale du tube digestif se transforment en corde dorsale, et que longtemps leur rangée est continue avec la masse restante de l'hypoblaste, le mésoblaste en étant séparé manifestement. Et comme cette masse vitelline va donner naissance, par une différenciation ultérieure, à l'hypoblaste définitif, secondaire (qui n'existe pas encore comme tel), il sera loisible de dire que la corde dorsale dérive de l'hypoblaste. Dans tous les cas, nous verrons que le mésoblaste ne contribue en rien à la formation de la corde dorsale: *les deux se différencient simultanément aux dépens d'une couche embryonnaire commune, qui plus tard donnera naissance également à l'hypoblaste secondaire.*

Nous voyons donc que chez le *Petromyzon*, le mésoblaste se forme d'arrière en avant, à peu près comme Salensky l'a décrit pour le Sterlet (voyez ces *Archives*, t. II, p. 233).

Avant de quitter la figure 6, remarquons encore l'espèce de cavité ou de canal, désigné par la lettre *l*, situé du côté ventral, et qui pourrait en imposer pour une autre coupe du tube digestif. Cette configuration se rencontre dans presque tous les œufs de ce stade. La cavité restera visible, quoique de plus en plus petite, pendant plusieurs jours. Je la considère comme la lumière circonscrite par la lamelle cellulaire supérieure de l'hypoblaste qui s'est recoquillée sur elle-même en haut. Ce serait donc un vestige de la cavité de segmentation proprement dite. Elle semble constituer un tube ventral de l'embryon, situé dans l'axe longitudinal; bien qu'éphémère et peut-être sans signification particulière, elle se remarque encore dans les séries de coupes de stades beaucoup plus avancés. Généralement sa paroi unicellulaire touche directement à l'épiblaste ventral, n'en est pas séparée par des cellules interposées.

Deux questions qui se posent naturellement ici, questions débattues à plusieurs reprises sur un autre terrain, c'est-à-dire à propos des œufs de Batraciens, sont celle de l'épibolie, de l'envahissement, par l'épiblaste, du vitellus nutritif; ensuite celle de l'origine, de la provenance des cellules qui forment paroi au tube alimentaire primitif.

Voyons d'abord l'épibolie. L'absence de pigmentation dans l'épiblaste, l'absence de délimitation nette (à leurs points de rencontre) entre l'épiblaste et l'hypoblaste au point de vue de la grandeur des cellules et des grains vitellins; en d'autres mots, la transition insensible entre les deux espèces de cellules semble rendre difficile, sinon impossible, de décider, surtout du côté ventral, si telles cellules superficielles appartiennent à l'épiblaste et ont glissé jusqu'à ce niveau, ou bien si ce sont des cellules hypoblastiques superficielles.

Pour ce qui est du côté dorsal, l'inspection de la figure 1 et des suivantes, surtout la comparaison avec des préparations de stades plus jeunes, ne laissent pas de doute que l'épiblaste y a glissé jusque contre le blastopore. Du côté ventral, la chose devient plus problématique. Pendant des jours encore, on y voit à peu près ce qui existe dans les figures 1, 2 et 5; c'est-à-dire

que rien n'indique que l'épiblaste ait glissé ici sur la surface de la masse hypoblastique.

L'épibolie finira cependant par s'effectuer également du côté ventral. Je possède une coupe, je dirais idéale, suivant le plan médian d'un embryon du commencement du neuvième jour. Jusque tout contre le blastopore, du côté ventral, la rangée cellulaire superficielle a des grains vitellins un peu plus petits que ceux des cellules sous-jacentes; mais ce qui me semble résoudre définitivement la question, toutes les cellules de la rangée superficielle portent à leurs extrémités internes les vésicules claires, dépourvues de grains vitellins et de protoplasme, signalées plus haut à l'extrémité interne des cellules du dôme de la cavité de segmentation. La couche cellulaire superficielle en question, bien que touchant intimement les cellules sous-jacentes, en est donc séparée par une bande claire très nette, analogue à celle que, dans les premiers stades, on trouve partout entre groupes cellulaires de dignité différente.

Je ferai remarquer ici que dans cette préparation du neuvième jour, cette couche épiblastique produit bien une petite saillie, un mamelon peu prononcé, tout contre le blastopore, mais qu'à aucun stade je n'ai trouvé entre lui et l'hypoblaste sous-jacent un cul-de-sac véritable, une portion caudale du tube digestif, comme cela est le cas pour les Batraciens anoures. D'après les recherches de Scott et Osborn (1), les Tritons ressemblent sous ce rapport au *Petromyzon*.

Pour ce qui est de la provenance (épi = ou hypoblastique) des cellules qui forment la paroi du tube digestif primaire, on sait que chez les Batraciens anoures, elles sont au moins en partie, c'est-à-dire du coté dorsal, et contre le blastopore, de l'aveu de presque tous les auteurs, des cellules épiblastiques; le plan des cellules épiblastiques s'étant incurvé contre l'anus et replié sur lui-même, pour quelques auteurs, et, pour d'autres auteurs, cette portion du tube digestif n'étant autre chose

(1) Scott et Osborn, *On some points in the Devel. of the Common Newt* (Triton taeniatus); in Quart. Journ. of Microsc. Science, 1879.

qu'une fente entre l'épiblaste et l'hypoblaste. Gœtte (1) va même jusqu'à prétendre que la paroi dorsale du tube alimentaire primitif est dans toute sa longueur une couche épiblastique repliée.

Si, à ce propos, nous consultons notre criterium de la grandeur des grains vitellins, nous ne trouverons guère de faits parlant en faveur d'une origine épiblastique de la paroi dorsale du tube digestif (pour les parois ventrale et latérale, il n'y a pas le moindre doute à ce sujet, comme nous le verrons). Déjà, dans le bourrelet qui forme la transition entre la paroi du tube digestif et l'épiblaste, nous voyons les grains vitellins augmenter de calibre, et cela dès la première apparition du tube alimentaire; c'est en effet à ce premier stade seulement que la question peut être résolue. A partir du bourrelet (voyez la fig. 1 et surtout la fig. 2), les grains vitellins de la paroi du tube alimentaire augmentent de calibre, et à une petite distance du blastopore, surtout dans les stades primitifs, ils ont les mêmes dimensions que ceux du vitellus hypoblastique proprement dit. La question qui nous occupe ne pourrait donc être posée, chez le *Petromyzon*, que pour les deux ou quatre premières cellules à partir du blastopore. Dans tous les cas, et avant même que le tube ait franchi la limite de la masse hypoblastique, les cellules qui forment la paroi du sommet borgne du tube ne se distinguent en rien des cellules vitellines plus ou moins ellipsoïdales qui les environnent (fig. 1).

De tout ceci je conclus que si, chez le *Petromyzon*, il y a invagination de l'épiblaste contre le blastopore, elle est très insignifiante. Les cellules de la paroi dorsale du tube alimentaire primaire (c'est-à-dire la corde dorsale) proviennent, non de l'épiblaste, mais de la masse hypoblastique commune.

Dans les stades un peu plus avancés que celui de la figure 2, les cellules de la paroi dorsale du tube digestif sont à grains vitellins plus ou moins petits, à une distance assez grande du blastopore (fig. 6). Cette petitesse relative des grains est surtout manifeste par la comparaison avec les cellules mésoblastiques

---

(1) A. Gœtte, *Die Entwickelungsgeschichte der Unke* (*Bombinator igneus*). Leipzig, 1875.

attenantes. Leur calibre toutefois restera encore longtemps un peu supérieur à celui des grains de l'épiblaste dorsal du même niveau (même figure). Nous sommes ici en présence d'un phénomène général, dont nous trouverons encore beaucoup d'exemples, et qui consiste en ce que, dans les cellules de parties qui viennent de se différencier (de la masse hypoblastique, par exemple), et sont le siège d'une activité particulière, les grains vitellins diminuent rapidement de calibre; bientôt cette particularité les marquera nettement au milieu des éléments environnant auxquels ils ressemblaient tout à fait.

Il en est ainsi de la corde dorsale qui est en question ici, car la paroi dorsale du tube alimentaire primaire constitue (Calberla) la première ébauche de la corde dorsale. Dans la notocorde, un des organes les plus primitifs, les grains deviendront même dans quelques jours aussi petits que ceux de l'épiblaste, et finiront par disparaître, au moins en partie. Il en sera bientôt de même de cette partie du mésoblaste qui avoisine la corde dorsale, et qui ne tardera plus beaucoup à proliférer et à s'épaissir notablement.

Nous verrons aussi se produire le phénomène inverse. Dans certains organes dont les éléments rentrent dans un repos relatif pour quelque temps, dans l'épiblaste notamment, nous verrons les grains vitellins augmenter de calibre au point d'égaler ceux du vitellus. Ceci toutefois n'a lieu que beaucoup plus tard.

Revenons aux parois ventrale et latérales du tube alimentaire primaire. Ici le doute n'est plus permis. Au début, les cellules de ces parois ne se distinguent en rien des cellules sous-jacentes, qu'elles touchent sans autre ligne de démarcation (fig. 1, 2, 5 et 6).

Nous conclurons donc que la paroi du tube alimentaire primaire se différencie au sein de la masse hypoblastique, tout en admettant que les quelques cellules dorsales, contre le blastopore, puissent dériver de l'épiblaste. Si nous n'avions pas les faits observés sur les Batraciens anoures, nous n'hésiterions pas à considérer toute la corde dorsale comme une formation hypoblastique.

Le développement ultérieur de l'œuf est le suivant. Des lamelles de plus en plus nombreuses de cellules vitellines se soulèvent, affectant des anastomoses de plus en plus nombreuses; finalement la cavité de segmentation est en quelque sorte traversée par un réseau très développé de lamelles cellulaires percées elles-mêmes de lacunes, le réseau délimitant un système très compliqué d'espaces lacunaires. Celui qui verrait une coupe d'un œuf un peu plus avancé que celui des figures 5 et 6, sans avoir connaissance des stades antérieurs, ne soupçonnerait guère qu'il assiste à la dernière phase d'un phénomène aussi curieux.

Les lacunes intercellulaires deviennent de plus en plus petites, les cellules, de fusiformes deviennent des ellipses de moins en moins excentriques, pendant que les grains vitellins se désorientent. Enfin, les cellules s'arrondissent, se touchent, et redeviennent polyédriques par pression réciproque (fig. 7). Dès lors il n'y a plus de trace de la cavité de segmentation (à l'exception du tube ventral dont nous avons parlé plus haut, et qui finit par disparaître plus tard).

Hâtons-nous d'ajouter que ce qui précède n'implique pas une augmentation du volume des cellules hypoblastiques, comme on pourrait être tenté de l'admettre en considérant que la capacité du tube alimentaire est loin d'égaler celle de la cavité de segmentation.

La disparition des espaces intercellulaires est en effet accompagnée d'un affaissement très notable de tout l'œuf, surtout de la voûte épiblastique. On observe du reste à l'œil nu, mieux encore à la loupe, qu'à cette période de l'évolution (dès ce moment surtout il est permis de parler d'un embryon) l'œuf diminue notablement de volume — approximativement d'un bon tiers.

Cet affaissement de la voûte épiblastique est lié intimement à l'envahissement, par les cellules vitellines, de la cavité de segmentation; au moins pour une large part, *il est le fait d'une traction exercée sur la voûte par les cellules hypoblastiques.* C'est l'examen de la série d'œufs dont fait partie celui de la figure 1, qui a attiré mon attention sur des phénomènes de traction exercée par ces cellules. La fécondation artificielle de ces œufs

a été pratiquée très tôt dans la saison, et leur première évolution s'est faite à une température assez basse (5-8°) et a marché très lentement.

Les autres figures sont dessinées d'après des œufs fécondés plus tard; la température à l'ombre n'est guère descendue au-dessous de 10°, et leur évolution a marché plus rapidement.

On connaissait bien l'influence de la température sur la rapidité de l'évolution embryologique, mais ce qu'on ignorait, c'est que la température influence les phénomènes intimes de l'évolution au point que celui qui aurait examiné les œufs de nos deux séries, sans connaître leur provenance, aurait pu croire qu'il s'agissait d'œufs de deux espèces voisines.

Ce qui est surtout ralenti dans la première série, c'est la locomotion des éléments cellulaires. L'évolution des cellules elles-mêmes, leur division, etc., ne le sont pas au même degré. Ainsi dans la figure 2, un stade d'évolution plus avancé que celui de la figure 1, les cellules sont néanmoins plus volumineuses encore, moins segmentées que dans la dernière; par contre, celles de l'épiblaste se sont déjà disposées sur une rangée, alors que dans la figure 1, elles sont encore par endroits sur deux rangées. Dans la figure 1, les cellules épiblastiques surtout ressemblent déjà plus à celles d'un épithélium cylindroïde, leur longueur l'emportant sur l'épaisseur beaucoup plus que dans la figure 2. Mais ce qui marche par contre avec une lenteur relativement grande dans la première série, c'est l'envahissement de la cavité de segmentation. Les cellules vitellines semblent manquer de l'énergie nécessaire pour franchir l'espace considérable. Aussi avancent-elles plus lentement le long de la voûte épiblastique, en rangs plus compactes.

Dans les œufs de la première série (à un stade un peu plus avancé que celui de la figure 1) le tube digestif a déjà dépassé le niveau primitif du vitellus, sans que la cavité de segmentation soit envahie dans toute son étendue. La formation du tube alimentaire ressemble davantage à ce que Stricker, entre autres, a décrit chez les Batraciens anoures. — Dans les œufs de la seconde série, au contraire, la migration des cellules étant com-

mencée dans l'angle (d'union de l'épiblaste avec le vitellus) dorsal, il suffit d'un quart à un demi-jour pour que les choses se trouvent en l'état de la figure 2. Du commencement du sixième jusque près du septième jour, tous les œufs de la seconde série avaient évolué à travers les stades des figures 2, 5 et 6. Le phénomène est donc assez fugace.

On remarquera sur la figure 1, planche XXIV, une inflexion de l'épiblaste, précisément à l'endroit où les cellules vitellines montent le long de la voûte. Il ne faudrait pas croire que ce soit là un détail accidentel. Le fait est que tous les œufs de cette première série offrent pendant ce stade la même particularité. Elle se traduit sur l'œuf vivant par une échancrure transversale assez allongée (sur un sixième de la circonférence de l'œuf) parfaitement visible à la loupe et même à l'œil nu. Je l'avais remarquée comme un fait général sur tous les œufs de la première série (fig. H). Dès son apparition, elle était dirigée suivant l'équateur de l'œuf, ce dernier étant orienté dans l'eau avec la cavité de segmentation en haut. On voyait, grâce à la translucidité de l'épiblaste, que l'hémisphère supérieur était creux, l'inférieur opaque, jaunâtre. Poursuivant le phénomène, j'ai vu sur tous les œufs ce croissant échancré (qui entre parenthèse m'en avait imposé d'abord pour le blastopore) remonter insensiblement vers l'hémisphère supérieur, pendant que la cavité de segmentation (visible à travers l'épiblaste translucide) disparaissait dans la même mesure. L'endroit abandonné par le croissant était opaque, alors qu'au-dessus de lui les parties étaient encore translucides. Arrivé près du pôle supérieur de l'œuf, le croissant s'effaçait, et à ce moment tout l'hémisphère supérieur était devenu opaque, et notablement plus petit.

Grand fut donc mon étonnement en ne voyant pas apparaître cette échancrure sur les œufs de la seconde série. Je croyais que j'avais sous les yeux des œufs gâtés, à développement irrégulier. Il n'en était rien cependant. L'apparition du système nerveux (visible à l'œil nu) me montra, quelques jours plus tard que l'évolution marchait même plus vite que dans la première série, et l'éclosion de tous les œufs, l'apparition d'embryons très vivaces,

démontrèrent qu'elle s'était faite dans des conditions au moins aussi bonnes que pour la première série (1).

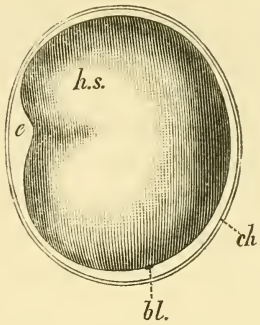


Fig. H. — OEuf (de la première série) vu à la loupe, au moment où l'hypoblaste commence à émigrer dans la cavité de segmentation, le long du dôme épiblastique. *h. s.* hémisphère supérieur, creux; *e*, échancrure de l'œuf produite par la traction exercée sur la couche épiblastique par les cellules émigrantes; *ch*, chorion; *bl*, endroit du blastopore.

L'examen microscopique des œufs donne l'explication de la différence dans l'évolution. Dans la première série, les cellules vitellines avancent péniblement, mais en rangs plus serrés, le long de la voûte. Elles exercent à leurs extrémités une traction localisée sur une partie circonscrite de la couche épiblastique, qui cède à la traction et s'affaisse. Les cellules fusiformes avançant toujours, elles attirent des parties de plus en plus élevées de la voûte; l'endroit que quitte l'échancrure reste opaque pour l'examen à la loupe; la raison en est qu'alors l'épiblaste y est tapissé par les cellules vitellines émigrées.

Regardant de plus près le phénomène, présenté par les œufs de la première série, on trouve que l'opacité qui monte le long de la voûte, derrière l'échancrure, constitue une espèce de triangle dont la base est en bas, contre le niveau supérieur de la masse

(1) Considérant que les œufs sont ordinairement déposés dans de minces filets d'eau, sur un fond sablé où le soleil d'avril, souvent assez chaud, arrive librement, je tâcherai à l'avenir d'imiter ces conditions. On voit que, sous ce rapport, les œufs de la seconde série se sont développés dans des conditions plus normales que ceux de la première.

hypoblastique, et le sommet en haut, vers le milieu de l'échancrure. Nous savons déjà que l'hypoblaste émigre aussi sur le reste du pourtour de l'œuf, mais pas aussi vite que suivant l'axe de l'embryon; c'est là la signification de l'angle en question.

L'envahissement unilatéral de la cavité de segmentation produit un phénomène curieux de bascule de tout l'œuf. On sait qu'après la ponte, avant et pendant la segmentation, quelle que soit la position qu'on imprime à l'œuf, le vitellus subit, à l'intérieur du chorion, une rotation qui place le pôle actif en haut. Il faut donc croire qu'avant la segmentation, le vitellus à gros grains a un poids spécifique plus élevé que le vitellus à petits grains de l'hémisphère supérieur; on peut en conclure que les grains vitellins sont plus lourds que le protoplasme qui les englobe. — Une fois la segmentation commencée et la cavité de segmentation développée dans l'hémisphère supérieur, il y a une raison de plus pour que ce qui correspond au pôle actif d'un stade plus jeune se place toujours en haut. Aussi la première ébauche du blastopore est située au pôle de l'œuf tourné en bas. L'axe longitudinal de l'œuf (et de l'embryon) est jusqu'ici vertical. Mais quand l'hypoblaste commence à envahir le côté dorsal de l'épiblaste, ce côté devient spécifiquement plus lourd que le côté ventral; l'œuf bascule, le côté dorsal de l'embryon tend à devenir inférieur, et l'axe embryonnaire se rapproche sensiblement de l'horizontale. Plus tard l'embryon se redresse plus ou moins, quand la cavité de segmentation a disparu et quand le tube digestif est formé dans toute sa longueur. C'est que la partie céphalique de ce tube (située à l'endroit du pôle actif de l'œuf) est beaucoup plus large, plus béante, que le reste de son étendue : la tête sera spécifiquement la partie la moins lourde de l'embryon.

Pourquoi l'échancrure ne s'est-elle pas produite sur les œufs de la seconde série? L'examen microscopique a pleinement élucidé ce fait surprenant. La cavité de segmentation a été envahie rapidement, et presque simultanément de tous les côtés, dans l'espace de quatre à cinq heures; la traction exercée par les cellules hypoblastiques émigrées ayant eu lieu à peu près simultanément sur toute l'étendue de la voûte, il n'y avait pas de raison

pour que telle partie s'affaissât avant les autres : la voûte a cédé dans son ensemble, en même temps qu'elle est devenue plus opaque à peu près partout.

On remarquera dans l'échancrure de la figure 1 une disposition des cellules épiblastiques qui démontrera plus péremptoirement encore qu'il s'agit bien là d'une traction exercée sur l'épiblaste par les fuseaux hypoblastiques. Les cellules épiblastiques n'y sont plus disposées radiairement par rapport au centre de l'œuf, comme partout ailleurs; elles sont déviées de cette direction et se placent avec leurs grands axes suivant les longs axes des cellules hypoblastiques : on conçoit qu'il puisse en être ainsi si les dernières exercent la traction indiquée. Encore une fois, ce n'est pas là une disposition accidentelle; elle se retrouve à ce stade sur tous les œufs de la première série, pour peu que l'échancrure soit prononcée.

Quand l'émigration a commencé du côté ventral, on trouve également, au microscope, une semblable inflexion de l'épiblaste à ce niveau. Seulement, elle n'est jamais aussi prononcée que du côté dorsal. Je ne l'avais remarquée sur le vivant, ni à l'œil nu, ni à la loupe (il s'agit toujours des œufs de la première série).

D'après ce qui précède, la voûte épiblastique s'affaisse d'abord suivant une partie d'un méridien; nous verrons que c'est l'axe embryonnaire, suivant lequel l'épibolie s'est déjà effectuée plus rapidement que partout ailleurs. Du côté ventral et sur les côtés (sur les flancs de l'embryon), les cellules hypoblastiques se soulèvent également, et la voûte s'y affaissera aussi. L'affaissement y sera même plus prononcé que suivant le dos de l'embryon; l'œuf s'aplatira suivant les flancs de l'embryon. Nous verrons plus loin que probablement la présence du tube alimentaire empêche l'hypoblaste de céder à la traction autant que dans le reste de la surface de l'œuf.

Arrivé à ce point de notre exposé, nous pourrons nous arrêter un moment et insister encore sur les phénomènes curieux que nous avons vu se passer dans notre œuf de *Petromyzon*. Mes observations résolvent définitivement, pour ce qui regarde l'œuf

de *Petromyzon*, la question de savoir jusqu'à quel point la paroi dorsale du tube alimentaire primaire, c'est-à-dire la corde dorsale, dérive de l'épiblaste. Nous venons de voir que cette corde est dans toute son étendue une formation hypoblastique. L'œuf de *Petromyzon* est l'objet le plus favorable pour étudier la manière dont disparaît la cavité de segmentation, et pour trouver le moteur qui fait que les cellules hypoblastiques arrivent à tapisser le dôme épiblastique. M. Stricker (1) le premier invoqua, chez les Batraciens anoures, une émigration de ces cellules en vertu de leur contractibilité propre; sa manière de voir fut défendue plus récemment par Romiti (2) et Moquin-Tandon (3). Cependant, à en juger d'après des publications qui ont paru dans les dernières années, leur interprétation des faits ne s'impose pas avec une évidence assez grande pour entraîner la conviction. Pour le prouver, je n'ai qu'à citer les opinions que Golubew (4) Gœtte (5) et Scott (6) ont défendues, les deux premiers à propos des Anoures, le dernier précisément à propos du *Petromyzon Planeri*. Pour Golubew, les cellules hypoblastiques (de *Bufo cinereus*) proliféreraient, s'allongeraient dans le sens vertical, et repousseraient en haut des cellules superposées. Faisons observer ici que Golubew paraît avoir vu, chez le Crapaud commun, quelque chose d'analogue à ce que nous avons observé au sujet de nos cellules émigrantes. Seulement il place les cellules allongées, non pas dans la cavité de segmentation, mais profondément dans la

---

(1) S. Stricker, *Untersuch. ueber d. ersten Anlagen in Batrachier-Eiern*, in Zeitschr. f. wiss Zoologie, t. XI. p. 315. 1861.

(2) G. Romiti, *Zur Entwickelung von Bufo cinereus*, in Zeitschr. f. wiss. Zoologie, XIII, p. 431, 1873.

(3) G. Moquin-Tandon, *Recherches sur les premières phases du développement des Batraciens anoures*, Annales des sciences naturelles, 6me série, t. III, n° 1, 1876.

(4) A. Golubew, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Batrachier*, in Rollett's Untersuch. aus d. Institut für Physiologie in Graz. 1870, 1er fasc., p. 88.

(5) A. Goette, *Die Entwickelungsgeschichte der Unke* (*Bombinator igneus*). Leipzig. 1875. Ce travail d'ensemble reproduit et étend ce qui avait paru dans divers articles antérieurs.

(6) Scott, *loc cit.*

masse vitelline, dans le blastopore. Les cellules superficielles seraient refoulées passivement.

Gœtte poursuit dans ses dernières limites une idée exprimée par Van Bambeke (Pélobate) (1), celle d'un plissement de l'épiblaste. D'après le premier auteur, tous ces phènomènes seraient la conséquence d'une extension de l'épiblaste en étendue ; il se replierait sur lui-même, et ses éléments continuant à se multiplier, surtout contre le blastopore, la partie repliée serait repoussée en haut, et glisserait le long de la face interne de l'épiblaste vers le pôle supérieur de l'œuf, refoulant lui-même en haut une partie des cellules hypoblastiques. Gœtte prétend que (chez le *Bombinator igneus*) la paroi dorsale du tube alimentaire est dans toute sa longueur, jusque dans la tête, la couche épiblastique ainsi repliée et refoulée; le repli irait même plus loin, et constituerait la paroi ventrale du tube dans la portion cervicale. Enfin, Scott se borne à parler d'une invagination de l'hypoblaste à l'endroit du blastopore, dans le sens que Remak a donné à ce mot. En fin de compte, il ne s'explique pas sur la cause mécanique prochaine de cette invagination. L'auteur semble admettre que la grandeur du tube alimentaire suffit pour expliquer la disparition de la cavité de segmentation.

Nous n'entreprendrons pas de juger ces opinions à la lumière des faits que nous avons mis en évidence. Certes, la cause prochaine, mécanique, de la formation du tube alimentaire nous échappe à nous aussi. L'explication donnée par Gœtte sourit à première vue, mais elle tombe quand on considère que chez le *Petromyzon* au moins, l'épiblaste n'entre guère dans la constitution de la paroi alimentaire. Mais ce qui nous semble ressortir avec une évidence très grande de nos observations, c'est que les cellules hypoblastiques ne sont pas refoulées simplement vers le dôme épiblastique, dans la lumière de la cavité de segmentation. En vertu de leur contractilité, les cellules hypoblastiques super-

---

(1) Ch. Van Bambeke, *Recherches sur le développement du Pélobate brun*, dans les Mémoires couronnés de l'Académie royale des sciences, etc., de Belgique, 1868. Présenté le 6 avril 1867.

ficielles s'allongent et montent dans l'espace de la cavité de segmentation. Arrivées à se cramponner au dôme épiblastique, elles constituent un point d'appui aux cellules qui montent après elles, et en même temps elles exercent sur le dôme lui-même une traction assez forte pour l'attirer en dedans. La présence de l'échancrure du dôme dans la figure 1, la direction que prennent à ce niveau les cellules épiblastiques, et l'affaissement général du dôme épiblastique constituent, nous semble-t-il, des preuves évidentes de cette traction. La cavité de segmentation avait été subdivisée en des loges nombreuses par les lamelles cellulaires qui la traversent; mais sa lumière proprement dite disparaît, avant tout par suite de l'affaissement du dôme, et pour une petite partie par la présence de la lumière du tube alimentaire. La contraction de l'œuf qui en résulte est considérable (malheureusement je n'ai pas encore pris sur le vivant des mesures exactes; comparez du reste la figure 9 avec les figures 1 et 2); j'estime que l'œuf se réduit aux deux tiers au moins de son volume. J'ignore juqu'à quel point une telle contraction s'observe chez les Batraciens anoures. D'après des observations incomplètes, elle y paraît avoir lieu en effet, mais dans une mesure beaucoup plus faible. Ceci résulte déjà de la considération que, chez ces animaux, la cavité de segmentation est relativement beaucoup plus petite, et la lumière du tube alimentaire beaucoup plus grande que chez le *Petromyzon*. La petitesse de la cavité de segmentation constitue aussi un obstacle à l'observation des phénomènes d'émigration des cellules hypoblastiques, puisque l'espace à parcourir est moins grand, et que partant le phénomène, une fois commencé, est plus vite achevé. (Le développement de l'œuf des Anoures marche plus vite que celui de *Petromyzon*).

Il est vrai qu'aucun auteur n'a décrit quelque chose de ce genre chez les Anoures. Mais cela ne prouve rien, attendu que Calberla et surtout Scott, qui ont fait leur recherches sur le *Petromyzon*, n'en soufflent mot. Et cependant Scott donne des figures où la cavité de segmentation est en train de disparaître; les cellules qui font irruption dans la cavité de segmentation

sont dessinées sous forme de polyèdres, de cubes, précisément comme on l'a bien souvent figuré chez les Anoures.

Étant donc donnés ces phénomènes évidents de contractilité des éléments hypoblastiques et d'une traction exercée par elles dans le sens de l'axe du tube alimentaire, on ne saurait se défendre de l'idée que cette traction soit pour quelque chose dans la production du tube alimentaire. Nous n'oserions toutefois pas trop insister sur cette manière de voir.

L'aspect particulier des cellules hypoblastiques mérite de fixer encore un moment notre attention. Et d'abord, cette orientation transversale des grains vitellins, si générale et si caractéristique, est certes l'expression directe de forces intracellulaires. En présence des signes évidents d'une tension des cellules et des files cellulaires dans le sens de la longueur, on se serait attendu à trouver plutôt une orientation dans le sens de la longueur. Des orientations de ce genre s'observent également lors des premières divisions de l'œuf; elles formeront le sujet d'une communication ultérieure. En même temps que les cellules émigrent, elles se subdivisent rapidement. Je conclus à cette division, non pas que j'aie vu à ce stade des signes évidents de ce processus, notamment les figures nucléaires caractéristiques (figures qui se rencontrent à chaque pas au début de la segmentation proprement dite), mais parce que ces cellules diminuent rapidement de calibre. Il me paraît probable que la division des cellules se fait transversalement à leur grand axe. En effet, si nous fixons notre attention sur les points de contact entre cellules allongées, nous voyons ordinairement une ligne bien nette, continue avec la ligne qui représente la membrane cellulaire, séparer les deux fuseaux à leur petite surface de contact. On voit de nombreux exemples de ce genre dans nos figures. Dans des cas rares toutefois, cette ligne de démarcation fait défaut, par exemple dans la figure 4 A, et en plusieurs endroits de la figure 2. Il est tout naturel de mettre ces figures en rapport avec la division cellulaire. Les noyaux cellulaires, dont l'aspect permettrait de résoudre la question, sont à ce stade complètement masqués par les grains vitellins.

Cependant, le fait de deux fuseaux communiquant ensemble est passible d'une autre explication. La figure 4, C éveille l'idée que ces prolongements soient des espèces de pseudopodies, des bras émis par les éléments cellulaires à travers lesquels la masse protoplasmique avec les grains vitellins puisse s'écouler en quelque sorte et changer de place. On dirait que dans la figure 4, B, un de ces prolongements à membrane bien accusée, arrivé contre une cellule voisine, en ait corrodé l'enveloppe au point de contact, de manière que les deux vésicules cellulaires communiquent directement, à travers une espèces de tube très mince.

Enfin, la figure A, où la même cellule est reliée à deux autres, semble indiquer qu'à l'aide de ces pseudopodies, deux cellules puissent se mettre en rapport direct, échanger leur protoplasme ; peut-être que le protoplasme de l'une peut, de cette manière, s'écouler en partie ou même tout à fait dans l'enveloppe d'une cellule voisine.

Enfin, la figure 3 représente le dôme de la cavité de segmentation au moment où celle-ci est sur le point de disparaître complètement. Ne dirait-on pas qu'on y voit les cellules faire des efforts pour s'allonger et pour arriver à s'accrocher au dôme épiblastique ?

C. — *Formation des feuillets embryonnaires.*

Deux travaux récents, de Calberla et de Scott (*loc. cit.*), s'occupent tout spécialement de la formation des feuillets embryonnaires et de la corde dorsale chez le *Petromyzon*. Je suis arrivé à la conclusion que, sous plus d'un rapport, la description de Calberla n'est pas conforme aux faits, et que celle de Scott méconnaît, ou plutôt ignore une phase, importante au point de vue théorique, de la formation du mésoblaste. Ces recherches sont achevées depuis plus d'une année, et elles allaient être publiées, lorsque la lecture de la communication préalable de

Scott (1), dans laquelle cet auteur déclare que pour ce qui regarde la formation des feuillets, il doit confirmer pleinement la description de Calberla, éveilla chez moi le désir de refaire tout le travail sur une nouvelle série d'œufs frais. Entre-temps parut le travail étendu de Scott, fait d'après les préparations de Calberla lui-même, et dans lequel il redresse certaines erreurs de ce dernier, conformément à la description que nous allons donner de cette évolution. A part donc la première ébauche du mésoblaste, que Scott n'a pas vue, nos descriptions concordent parfaitement. Il est un autre point dans le travail de Scott qui démontre qu'il ne faut pas toujours accorder une trop grande importance aux *communications préalables,* faites souvent à la hâte.

Dans son premier écrit, Scott signale le détail curieux que, primitivement, des cellules hypoblastiques seraient contenues dans le dôme de la cavité de segmentation. Mais dans la seconde publication, il ne revient plus sur cette assertion. Il me semble pourtant qu'il aurait dû nous expliquer la chose, ou bien reprendre son assertion, si, comme c'est mon opinion, elle est fausse.

Nous n'avons pas besoin d'expliquer dans tous ses détails la formation des feuillets; nous insisterons seulement sur certains points mal décrits chez Calberla et Scott. Et d'abord, l'ectoderme ou épiblaste renferme toutes les cellules dérivant des quatre segments supérieurs de l'œuf, délimités par l'apparition du troisième sillon segmentaire. Les dérivés de ces quatre cellules ont constitué le dôme de la cavité de segmentation; peu à peu cette couche superficielle a envahi par épibolie le segment inférieur. Rappelons-nous encore que du côté dorsal de l'embryon, là où elle va donner naissance au système nerveux central, la couche épiblastique est plus finement granulée que du côté ventral; en ce dernier lieu, les grains vitellins acquièrent presque le volume de ceux de l'hypoblaste. Scott non plus n'admet que l'épiblaste s'invagine dans le blastopore, pour entrer dans la constitution de la paroi dorsale du tube digestif.

---

(1) Scott, *Vorläufige Mittheilung ueber d. Entwickelungsgeschichte der Petromyzonten,* in Zoologischer Anzeiger, 1880, p. 422 et 443.

Nous voyons donc qu'en somme, dans les premiers stades de l'évolution, la présence de beaucoup de vitelline dans un élément cellulaire ou dans une portion de protoplasme, semble ralentir l'activité de ces parties, en retarder l'évolution. En effet, ce qui dans l'œuf se segmente d'abord et plus vite, c'est l'hémisphère, ou plutôt la calotte supérieure, pauvre en grains vitellins. On dirait que le protoplasme, moins embarrassé de substances hétérogènes, vitellines, y est plus actif. Plus tard, quand la cavité de segmentation est développée, cette partie de son dôme qui est moins encombrée de grains vitellins envahit plus rapidement la masse hypoblastique. Enfin, il n'est pas impossible que cette pureté relative de ce protoplasme, et par suite son activité plus grande, soient la cause pour laquelle, en cet endroit, l'épiblaste prend plus tard ce développement prédominant qui conduit à la formation du systême nerveux central.

Les deux feuillets embryonnaires inférieurs, cela ressortira clairement des développements suivants, dérivent des quatre segments inférieurs délimités par le troisième sillon segmentaire. Les subdivisions de ces quatre grosses cellules, toujours farcies de gros grains vitellins, constituent le plancher de la cavité de segmentation, ou bien la masse vitelline, la masse de vitellus nutritif des auteurs. Nous l'avons déjà dit, aucun de ces protoplasmes ne disparaît par résorption. D'un autre côté, la même masse donne naissance au feuillet moyen, et à toutes les formations dérivant du feuillet inférieur ou hypoblaste des Vertébrés supérieurs. Nous avons préféré donner à l'ensemble de ces cellules le nom de masse hypoblastique ou d'*hypoblaste primitif* (Balfour), qui plus tard donnera naissance au mésoblaste et à l'*hypoblaste définitif*. Ce dernier ne constitue réellement un feuillet que beaucoup plus tard. Une partie de ses éléments reste encore longtemps au repos, formant l'amas de grandes cellules dont nous avons déjà parlé. Ce n'est que quand le foie et le tube digestif définitif se sont formés que l'hypoblaste est constitué partout par une couche cellulaire unique, ou plutôt par un tube ramifié (dans le foie, par exemple), formé d'une seule couche cellulaire. Nous reprenons donc, pour le *Petromyzon*, l'opinion

ancienne de Rusconi, de Prévost et Dumas, ainsi que de Remak, à laquelle se rallient plus ou moins clairement Stricker et Van Bambeke, et d'après laquelle tous les globes segmentaires entreraient, chez les Anoures, dans la constitution de l'embryon; il n'y aurait pas de vitellus nutritif, en ce sens que certaines cellules seraient résorbées intégralement plus tard et serviraient à la nutrition d'autres parties de l'embryon. Dans une communication ultérieure, je produirai en détail les preuves de cette manière de voir.

Ce qui précède ne veut pas dire que des éléments d'une cellule ne passent pas dans une autre. Bien au contraire, nous sommes déjà tombé sur des images microscopiques qui semblent démontrer que le protoplasme d'une cellule peut passer, à travers des espèces de pseudopodies, dans une cellule voisine. Quoique cela ressorte de stades qui ne concernent pas la présente communication, nous ajouterons cependant que plus tard, quand l'embryon est ébauché dans tous ses détails, on voit surgir dans les cellules ectodermiques dorsales de très gros grains vitellins, à commencer par leur extrémité interne, là où la membrane cellulaire est soulevée en ampoule claire; que ces gros grains deviennent de plus en plus nombreux, et finissent par remplir toute la cellule ectodermique, au point que sous le rapport de la grosseur des grains vitellins, il n'y a plus de différence entre les cellules ectodermiques et les cellules méso-et endodermiques. En ce sens donc, la masse hypoblastique sera un vitellus nutritif, parce qu'elle renferme le gros de la vitelline, dont une partie devra passer plus tard dans les cellules épiblastiques. Ce passage s'opère-t-il directement? Les grains vitellins passent-ils en entier, peut-être avec un peu de protoplasme, d'une cellule à l'autre? Ou bien les grains vitellins se dissolvent-ils préalablement pour passer dans les éléments épiblastiques, et se reformer à l'état solide après leur passage à travers les deux membranes cellulaires?

Pour la formation des deux feuillets inférieurs, revenons à nos figures. Nous avons vu qu'entre le tube alimentaire et l'épiblaste s'interpose une couche unique de cellules hypoblastiques, que cette couche tend à constituer une enveloppe à tout l'œuf, et

restera longtemps encore distincte de la masse hypoblastique plus centrale. Presque dès le commencement de son apparition, les grains vitellins de cette couche sont plus gros que ceux de la paroi dorsale du tube alimentaire. Nous avons vu en effet que ces derniers diminuent rapidement de calibre. Naturellement, les grains de la couche en question sont notablement plus gros que ceux de l'épiblaste du même niveau. Du reste, la couche en question est nettement séparée de l'épiblaste par la zone claire constituée par l'ensemble des ampoules ou vésicules claires qui se trouvent aux extrémités internes des cellules épiblastiques. Des ampoules du même genre ne tardent pas à se montrer aux extrémités externes des cellules qui constituent la paroi dorsale du tube digestif (fig. 1 et 2). Cette particularité dénote bien que les deux espèces de cellules, du tube alimentaire et de la couche superposée, sont dès ce moment quelque chose de très hétérogène, et donneront lieu à des parties d'importance différente.

Pour arriver à démontrer que la couche intermédiaire en question est la première ébauche du mésoblaste, nous devons envisager des stades ultérieurs, pousser jusqu'au moment où le mésoblaste est bien caractérisé comme tel, et voir si nous trouvons à rebours toutes les transformations intermédiaires aboutissant à la couche de cellules hypoblastiques périphériques qui passe entre l'épiblaste et la paroi dorsale du tube digestif.

Et d'abord l'état que représentent les figures 1, 2, 5 et 6 ne dure pas longtemps. On ne trouve bientôt plus de couche cellulaire interposée entre l'épiblaste et le tube digestif. Le fait est que vers l'époque où les espaces lacunaires, vestiges de la cavité de segmentation, vont s'effacer par suite de l'affaissement du dôme épiblastique, le mésoblaste disparaît au niveau du tube digestif. Pour celui qui se donnera la peine d'examiner soigneusement des œufs de stades assez rapprochés, il n'y aura pas de doute que les cellules intermédiaires ne soient refoulées des deux côtés, comme cela ressort de la figure 7. On ne doit pas s'attendre à trouver toujours et facilement les choses aussi claires que dans la coupe de notre figure 7; pour peu que le rasoir dérange la disposition des cellules qui forment la paroi du tube alimentaire,

la couche des cellules émigrées, refoulées, de la couche intermédiaire, disons les cellules mésoblastiques, semble être continue avec la paroi dorsale du tube alimentaire. De plus, tout contre le tube alimentaire, la couche mésoblastique est dès maintenant moins bien délimitée du côté des cellules sous-jacentes, peut-être en raison de la compression exercée ici par les cellules refoulées. Cependant, dans des séries de coupes, on en trouvera de très démonstratives, où le mésoblaste reste bien délimité du côté du tube alimentaire. Du reste, et cela ressort de nos figures, dès maintenant le calibre des grains vitellins a sensiblement diminué dans la paroi dorsale du tube alimentaire, comparativement à ceux de la couche intermédiaire. Jamais je n'ai rien vu qui pût faire supposer que les cellules mésoblastiques se fussent, sur la ligne médiane, insinuées entre les éléments de la paroi alimentaire. En ce qui concerne cette question, un caractère assez probant est fourni par ce fait que les cellules mésoblastiques, déjà à grains plus gros, sont toujours allongées perpendiculairement à la longueur des cellules de la paroi dorsale du tube digestif. On voit d'ailleurs, sur presque toutes les coupes de ces stades, que la rangée cellulaire de la paroi dorsale du tube digestif se continue clairement, non pas avec la rangée de cellules mésoblastiques, mais bien avec la masse des cellules vitellines sous-jacentes (fig. 5, 6 et 7) non différenciées. Au reste, la difficulté en cette matière ne consiste pas à voir que les cellules intermédiaires n'entrent pas dans la paroi alimentaire, ce point est hors de doute; le nœud de la question consiste à montrer que contre le tube alimentaire la couche externe de cellules hypoblastiques, ou plutôt mésoblastiques, reste bien distincte des cellules hypoblastiques sous-jacentes, non encore différenciées. Nous venons de dire que probablement à la suite du refoulement, cette limite s'efface plus ou moins. Et ici il faut l'examen de beaucoup de préparations, la comparaison avec ce qui existe plus tard, pour résoudre la question dans notre sens. Le lecteur qui comparera ce que nous allons dire avec les figures et la description de Calberla verra que cette difficulté a induit en erreur cet auteur. Scott, dont l'attention avait été mise en éveil par ses

recherches sur le *Triton tæniatus* (*loc. cit.*), donne une description conforme à la nôtre, à savoir que, dès l'apparition du tube digestif, le mésoblaste s'est différencié de la masse vitelline commune. Mais ni l'un ni l'autre de ces deux auteurs n'a vu que la couche mésoblastique passe primitivement entre le tube digestif et l'épiblaste, qu'elle est primitivement continue sur la ligne médiane dorsale.

Au niveau de la tête, la couche intermédiaire est même composée de plus d'une rangée cellulaire. C'est là une raison pour laquelle le refoulement latéral n'y est pas aussi manifeste que dans le tronc de l'embryon. La tête toutefois ne fait pas exception sous ce rapport.

Il s'agit donc ici de décider si la couche unicellulaire qui enveloppe la masse hypoblastique dont elle s'est différenciée, reste distincte de cette dernière tout contre le tube alimentaire, et se transforme en mésoblaste.

Pour nous en convaincre, envisageons la figure 9, une coupe à travers le cou d'un embryon du dixième jour. Nous sommes au moment où l'épibolie est achevée également du côté ventral. On n'aura pas de peine à reconnaître l'épaississement épiblastique qui constitue le système nerveux (s. n.), et au-dessous de lui la corde dorsale (c. d.) qui commence à se délimiter; on voit que la paroi dorsale du tube digestif donnera lieu à la notocorde. Sur les côtés du système nerveux, il y a des groupes triangulaires de cellules assez petites et à grains vitellins peu volumineux (v. pr.); ici pas de doute possible, c'est le mésoblaste renflé contre le système nerveux, bien délimité du côté de la masse vitelline de même que du côté de l'ectoderme et du système nerveux central. En dehors, il se réduit dans son volume à mesure qu'il s'écarte de la ligne médiane, et finit par se prolonger en une couche cellulaire unique (M), celle-ci à gros grains vitellins, qui entoure tout le reste de la masse hypoblastique. On ne devra pas s'attendre à trouver toujours avec une évidence aussi grande la délimitation du mésoblaste contre la masse hypoblastique, près de la ligne médiane, ni surtout sa continuité avec la couche unicellulaire qui recouvre la masse hypoblastique; cette couche, entre

parenthèse, est très bien distincte encore à ce stade. Ainsi dans la figure 8, une coupe à travers le tronc d'un embryon du neuvième jour, ces détails sont plus ou moins masqués. Sur des œufs convenablement durcis, les éléments mésoblastiques touchent, à ce dernier stade les cellules hypoblastiques; la séparation est toutefois marquée par une ligne claire dont l'origine, expliquée plus haut, tient à l'absence de grains vitellins là où des cellules de dignité différente se touchent.

Au reste, Scott donne une figure analogue d'un œuf de ce stade.

Au stade de la figure 9, il n'y a donc pas de doute au sujet de notre interprétation. Il s'agit de trouver les images intermédiaires entre lui et celui de la figure 7, séparés seulement par l'espace de deux jours. Pendant ce laps de temps, les grains vitellins du mésoblaste, primitivement assez gros dans le voisinage du système nerveux, diminuent de volume à la suite de l'activité de leur contenant qui coïncide avec le stade en question, et dont le résultat est l'énorme épaississement du mésoblaste au contact du système nerveux. D'un autre côté, nous l'avons déjà dit, la délimitation du mésoblaste avec l'hypoblaste s'efface plus ou moins. La difficulté n'est pas minime ici ; elle a conduit Calberla à supposer que le mésoblaste se sépare très tardivement de la masse hypoblastique. Cependant, des préparations comme celle représentée dans la figure 8, du commencement du neuvième jour, sont faites pour lever tous nos doutes. A gauche particulièrement, on voit que la couche de cellules superficielles, mésoblastiques, est double contre le système nerveux. Les cellules de cette double rangée sont encore plus ou moins allongées dans un sens perpendiculaire aux cellules de la notocorde et des cellules hypoblastiques avoisinantes.

Le pas de la figure 7 à la figure 8 n'est pas bien grand. Une fois ce point du développement passé, les choses se dessinent plus clairement, vers la fin du neuvième jour; les grains vitellins deviennent plus petits, et la bande claire apparaît entre le mésoblaste épaissi et la masse hypoblastique sous-jacente. Nous arrivons alors à l'aspect de la figure 9.

Je le répète, ce n'est qu'à force d'examiner de nombreuses préparations, de stades très rapprochés, qu'on arrive à se convaincre *qu'après disparition de la cavité de segmentation, la couche superficielle de cellules hypoblastiques, qui primitivement passe entre le tube alimentaire et l'épiblaste, est bien le mésoblaste. Que sur la ligne médiane, au niveau du système nerveux, le mésoblaste est bientôt refoulé des deux côtés,* et qu'une prolifération des cellules (probablement en partie par immigration des parties périphériques) de cette couche, d'abord unicellulaire, va donner lieu à l'épaississement proto-vertébral. D'ailleurs, à partir du stade de la figure 9, l'épaississement du mésoblaste restera toujours bien distinct des parties environnantes, témoin la figure 10, du douzième jour. Il n'en est pas ainsi du mésoblaste périphérique, unicellulaire, qui finira par se confondre plus ou moins, pour l'œil, avec la masse hypoblastique. Les métamorphoses du mésoblaste, notamment de sa portion périphérique, unicellulaire, nous occuperont dans un travail ultérieur.

Les figures 7, 8, 9 et 10 donneront tous les renseignements au sujet de la formation du système nerveux central et de la délimitation de la notocorde. Ces phénomènes sont au surplus très bien décrits par Calberla (si nous exceptons l'origine de la notocorde) et par Scott.

Dans la figure 8, nous voyons l'épiblaste s'épaissir et s'enfoncer dans les parties sous-jacentes. Cependant, si on compare la figure 7 avec la figure 8, et surtout avec la figure 9, il serait peut-être plus juste de dire que des deux côtés de la ligne médiane, l'épaississement du mésoblaste soulève l'épiblaste sous forme de deux côtes parallèles, et que l'épiblaste, tout en s'épaississant sur la ligne médiane, reste pourtant d'abord en arrière sur le mésoblaste : de là le sillon primitif de l'embryon, constituant une échancrure dorsale sur une coupe transversale. Quand plus tard l'épaississement mésoblastique s'arrête, le système nerveux, continuant de s'épaissir, comblera le sillon, dépassera même les côtes latérales et constituera une côte légèrement saillante, visible dans la figure. Au niveau de la tête, le mésoblaste est plus puissant même que dans la figure 9. Ici le sillon tardera plus longtemps à se com-

bler, et la section transversale sera encore échancrée du côté dorsal.

Dans la figure 10 (du douzième jour), le système nerveux central s'est isolé tout à fait du reste de l'épiblaste qui, en véritable ectoderme, passe maintenant au-dessus de lui.

La notocorde dérive donc de la paroi dorsale du tube alimentaire primaire. Déjà dans la figure 6, cette paroi se distingue par le petit calibre de ses grains vitellins. Dans la figure 9, le mésoblaste s'avançant vers l'intérieur de l'œuf, à la manière d'un coin, tend à détacher de la masse hypoblastique toute la paroi dorsale du tube alimentaire primaire. Nous n'avons pas voulu reproduire un stade un peu plus avancé que celui de la figure, c'est-à-dire une figure où la notocorde, déjà nettement séparée du reste de l'hypoblaste par un angle saillant du mésoblaste, est cependant encore composée d'une seule rangée cellulaire. Un peu plus tard encore, les cellules de la notocorde, au lieu d'être disposées sur une rangée, forment déjà la section arrondie d'un cylindre. Enfin, au douzième jour, la notocorde est nettement formée et se présente, sur une coupe transversale, comme dans la figure 10.

Nous le répétons, c'est l'épaississement du mésoblaste qui nous paraît jouer un rôle prépondérant dans l'isolement de la corde dorsale du reste de la masse hypoblastique.

A un certain moment donc, le tube alimentaire n'a plus de paroi propre du côté dorsal, ou plutôt cette paroi est constituée par la corde dorsale ayant déjà sa forme définitive. Les choses ne vont pas rester longtemps dans cet état, comme du reste Calberla l'a démontré. La masse hypoblastique va passer des deux côtés entre la notocorde et la lumière du tube digestif; les deux prolongements se joindront sur la ligne médiane, et le tube aura de nouveau une paroi hypoblastique complète (voyez la fig. 10).

Les auteurs qui m'ont précédé insistent avec raison sur ce fait que dans la plus grande étendue du tronc, le tube alimentaire primaire se rétrécit de plus en plus. Ce rétrécissement, par endroits déjà très avancé dans le stade de la figure 10, ne va pas cependant jusqu'à la disparition absolue; les parois dorsale et ventrale sont souvent adossées, mais en principe le canal existe, et toujours on le remarquera à ce détail qu'à l'endroit où les

parois viennent à se toucher, les cellules y sont dépourvues de grains vitellins, et montrent la particularité de l'ampoule hyaline.

On est d'accord pour admettre que dans la région cervicale le tube digestif primaire se transforme dans l'organe définitif, dans l'étendue comprise entre l'origine du foie jusqu'à l'extrémité antérieure de l'embryon. Pour ce qui est de la portion postérieure de ce tube, les opinions sont divisées : la plupart des auteurs admettent que le tube primaire disparaît, et qu'il en naît plus tard un autre. Scott défend la disparition du tube alimentaire du tronc chez le *Petromyzon*. Mes recherches ne sont pas favorables à cette manière de voir. Ainsi au moment où le foie commence à s'ébaucher, on voit très bien que le tube alimentaire primaire existe encore dans toute la longueur de l'embryon, et que la lumière du foie en est un simple diverticulum, poussé dans la masse hypoblastique. Il existe encore au moment de l'apparition du tube définitif, et j'ai tout lieu de croire que l'un se transforme dans l'autre. Seulement les cellules hypoblastiques, amassées jusqu'ici du côté ventral du tube, et disposées sur pluplusieurs rangées, vont émigrer en partie du côté dorsal; ainsi naît la paroi épithéliale épaisse, mais composée d'une seule rangée cellulaire, du tube définitif, dont la lumière est incomparablement plus large que celle du tube primaire. Un gros noyau hypoblastique va donner les tubes glandulaires du foie. Tous ces détails rentrent dans le sujet d'une communication ultérieure.

Nous avons quitté plus haut l'embryon au moment où, par suite de l'affaissement du dôme de la cavité de segmentation, toute trace de cette dernière va disparaître. En examinant d'un peu plus près l'œuf de ce stade, on démêle certains moments mécaniques qui doivent avoir une influence sérieuse sur la configuration que va prendre l'embryon.

Et tout d'abord, nous avons le refoulement du mésoblaste sur la ligne médiane. Un examen attentif de l'œuf à ce moment fait entrevoir une cause mécanique à ce refoulement. Plusieurs circonstances paraissent pouvoir contribuer à ce refoulement. On pourrait songer à une pression exercée vers l'intérieur par l'épiblaste qui va s'épaissir sur la ligne médiane pour donner nais-

sance au système nerveux central. A cela vient s'ajouter que cette pression s'exercerait précisément contre le tube alimentaire, dont les parois, formées de cellules maintenant plus ou moins au repos, se touchent intimement, et offrent par conséquent une certaine résistance à toute force qui agit sur elles. La couche mésoblastique, prise comme dans un étau, céderait et se déplacerait latéralement. Je ne voudrais pas toutefois ajouter trop d'influence en cette matière à l'épaississement épiblastique, attendu que bien souvent le mésoblaste est refoulé sans qu'il y ait encore d'épaississement épiblastique au niveau considéré. Un facteur mécanique qui me paraît intervenir pour refouler le mésoblaste, c'est l'attraction exercée à ce moment par les cellules hypoblastiques sur toute la couche épiblastique, traction que nous allons invoquer pour expliquer plusieurs autres évolutions de l'œuf. Nous devons nous figurer en effet qu'à peu près dans toute son étendue, la couche épiblastique est attirée vers l'intérieur de l'œuf. (Ce point nous paraît bien établi par ce qui précède.) Elle cédera à peu près partout. Le tube alimentaire, plus compacte, lui opposera une certaine résistance; le mésoblaste, pris entre une résistance et une puissance qui tend vers l'intérieur de l'œuf, sera comprimé, et refoulé des deux côtés de la résistance, c'est-à-dire du tube digestif.

Le moment mécanique que nous venons d'invoquer nous paraît jouer un rôle plus évident dans une autre série de phénomènes. A cette époque, l'œuf est en somme une vésicule dont la membrane est la couche épiblastique, sa lumière étant traversée par un système très compliqué de fentes intercellulaires. En effet, de loin la plus grande partie de la masse vitelline est entrée dans cette formation lacunaire. En deux endroits pourtant, nous avons des noyaux plus compactes, dont les cellules plus ou moins au repos se touchent intimement. C'est d'abord le noyau central de grosses cellules vitellines, qui va se transformer plus tard en foie; il est situé à la partie déclive de l'œuf, contre le blastopore, et s'allonge plus ou moins à la partie inférieure du tube digestif. Le second noyau compacte est le tube alimentaire, dont la paroi, intimement adossée à la couche épiblastique, est formée de cellules polyédriques et se touchant intimement. La figure 1, qui

cependant est d'un stade plus jeune, donnera une idée de cette disposition. Nous savons que l'épiblaste devra s'affaisser et l'œuf dans son ensemble diminuer de volume, au point de faire disparaître tous les espaces lacunaires. Or, cet affaissement de l'épiblaste se fera naturellement surtout là où il rencontre le moins de résistance à sa face interne, ou plutôt l'épiblaste ne s'affaissera pas ou s'affaissera seulement dans une moindre mesure là où il rencontrera de la résistance. De cette manière s'explique la forme particulière que va prendre l'œuf, ainsi que la première ébauche de la forme embryonnaire externe : il s'agit de l'aplatissement de l'œuf suivant les flancs de l'embryon, de l'évasement ventral comparé à la partie dorsale, ainsi que de la délimitation antérieure (de la tête) de l'embryon.

Au moment où l'extrémité antérieure de l'embryon va se délimiter par l'apparition d'une dépression de l'œuf en avant de cette limite, nous avons suivant l'axe de l'embryon le cordon plus ou moins résistant constitué par le tube alimentaire, renforcé bientôt par l'épaississement très dense du mésoblaste contre le tube en question. Quand le tube alimentaire est arrivé un peu au delà du pôle supérieur de l'œuf, il y rencontre les cellules hypoblastiques qui, du côté ventral, montent le long du dôme et viennent à sa rencontre. Un peu au delà du pôle ovulaire, du côté ventral, deux courants opposés de cellules hypoblastiques vont donc se rencontrer dans leur marche, elle vont se gêner mutuellement, et je m'explique ainsi le fait qu'au niveau de la tête, la couche mésoblastique interposée entre le tube digestif et l'épiblaste est épaisse de trois ou quatre cellules, au lieu d'une seule, comme partout ailleurs. Si nous connaissions un peu mieux les forces qui vont se heurter en cet endroit, nous y trouverions probablement l'explication du fait que l'allongement du tube ne va pas au delà de cette limite. Au moins nous entrevoyons ici une explication de ce genre.

Quoi qu'il en soit, nous trouvons donc au-devant de l'extrémité borgne du tube digestif le système des lacunes intercellulaires plus développé que partout ailleurs, plus même qu'en dessous du tube digestif, c'est-à-dire dans la partie postérieure de l'embryon, où les espaces lacunaires ont déjà plus ou moins

disparu par suite de l'affaissement latéral de l'épiblaste. Or, les cellules hypoblastiques continuant d'attirer l'épiblaste, il est naturel que celui-ci s'affaisse du côté ventral, au-devant du tube digestif, sensiblement plus qu'au niveau du tube plus compacte et résistant. La surface ovulaire se déprimera du côté ventral, et la tête de l'embryon commencera à se délimiter en avant. Plus tard la tête, en vertu de la croissance rapide de l'axe embryonnaire, fera une saillie plus considérable, et se projettera en avant sous forme d'un mamelon qui va croissant.

L'œuf s'aplatit aussi notablement suivant les flancs de l'embryon, tout en conservant du côté ventral, un peu vers l'anus de Rusconi, une espèce d'enflure, d'évasement. L'aplatissement transversal est donc le plus fort au niveau du tube alimentaire et un peu au-dessous. La figure 9 donnera une pâle idée de cette configuration. Encore une fois, ces particularités paraissent découler, au moins en partie, du principe énoncé plus haut. L'œuf s'aplatit suivant les flancs, parce que le tube alimentaire allongé empêche, dans une certaine mesure, la réduction de son diamètre antéro-postérieur. L'évasement ventral est l'expression de la présence du noyau vitellin encore au repos.

Jusqu'ici, l'œuf vivant avait basculé de façon à placer le dos de l'embryon plus ou moins en bas. Cela tient à ce que dans la partie postérieure de l'embryon les espaces intercellulaires ont disparu, et ne sont qu'imparfaitement remplacés par la petite lumière du tube alimentaire, alors qu'en avant, du côté ventral, le système lacunaire est encore dans son complet développement. Il y aura un léger mouvement en sens inverse par suite de la disparition des lacunes ventrales. La tête toutefois, la partie la moins lourde à cause de la plus grande lumière du tube digestif en cet endroit, restera toujours en haut.

Nous aurions pu poursuivre le développement au point de vue des moments mécaniques intervenant dans les transformations embryonnaires. Mais nous aurions risqué de quitter tout à fait le terrain des faits bien établis. Nous avons cru devoir nous borner à mettre en évidence quelques points de vue mécaniques nouveaux, intervenant dans le développement embryonnaire.

Nous sommes ainsi entré dans la voie inaugurée si brillam-

ment par His. Un grand travail de ce genre est celui de Gœtte, sur le *Bombinator igneus*.

Comme la segmentation de l'œuf est asymétrique chez le *Bombinator*, tout comme chez le *Petromyzon*, j'ai été amené naturellement à confronter mes résultats avec ceux de Gœtte. J'admets parfaitement, chez le *Petromyzon*, l'influence du moment mécanique principalement invoqué par Gœtte, à savoir l'incurvation de membranes cellulaires (surtout de l'épiblaste) qui s'étendent dans les deux directions, et je suis d'avis que ce facteur joue un rôle considérable dans l'œuf de *Petromyzon*.

Une conclusion semble toutefois se dégager de notre travail, savoir qu'avant de vouloir formuler des lois générales découlant d'un seul principe, et qui régiraient le développement dans toute la série, il faudra suivre la marche adoptée par les autres sciences naturelles, c'est-à-dire faire encore bien des observations isolées, sur des espèces nombreuses et hétérogènes. On découvrira ainsi des moments mécaniques, je dirai d'un ordre inférieur, qui probablement jouent un rôle dans toute la série, mais qui apparaissent avec une plus grande évidence dans telle ou telle espèce.

Nous avons démontré ainsi que dans la production de plis et d'enfoncements chez l'embryon, l'accroissement en étendue de la membrane qui en est le siège (surtout s'il prédomine en une certaine zone), suivant la manière de voir de His et de Gœtte, n'est pas le seul facteur actif; il est évident, en effet, que dès les premiers stades, la contraction exercée d'une manière active par des cellules voisines peut produire le même effet.

Comme His l'a fait remarquer avec infiniment de raison, la recherche des moments mécaniques qui agissent dans l'embryon, l'enchaînement causal des transformations de l'œuf et des parties de l'œuf, voilà l'objet de l'embryologie proprement dite. Une forme organique n'est pas du tout expliquée quand on en a décrit les modifications embryologiques dans toute la série, ni même, quand à un point de vue purement descriptif, on l'a suivie à travers toutes les modifications que subit l'œuf depuis le moment de la fécondation. Certes, c'est là un bel objet de recherches, qui continue à donner journellement des résultats signalés. Mais

une tâche bien plus grande, à peine entamée, attend les investigateurs. Il nous semble que l'embryologie, en tant que science de l'enchaînement causal des évolutions embryonnaires, est à l'embryologie évolutionniste et descriptive, si fort en l'honneur de nos jours, comme la physiologie est à la zoologie et à l'anatomie pure.

EXPLICATIONS DES PLANCHES XXIV ET XXV.

Toutes les figures sont dessinées à la chambre claire, le tube du microscope étant rentré, et avec l'objectif Hartnack nº 5, à l'exception de la figure 4, dessinée avec l'objectif Hartnack nº 8.

Fig. 1. Coupe méridionale à travers un œuf du sixième jour. Cet œuf est d'une autre série que ceux qui sont représentés dans les autres figures; son développement a marché plus lentement, et il ne serait pas permis de le comparer aux autres sous le rapport du temps écoulé depuis la fécondation.

Les mêmes lettres se reproduisent, avec la même attribution, dans les autres figures, les troisième et quatrième exceptées.

Cs = Cavité de segmentation.
E = Épiblaste.
M = Mésoblaste.
H = Hypoblaste.
N = Noyau de grosses cellules hypoblastiques centrales (fig. 1 et 7).
bl = Blastopore.
td = Tube digestif.
e = Échancrure de la couche épiblastique, due à l'attraction des cellules hypoblastiques en cet endroit.

Fig. 2. Coupe suivant le plan médian d'un œuf de la première moitié du sixième jour. Son évolution a été plus rapide que celle de l'œuf précédent. Des lamelles de cellules hypoblastiques se sont soulevées et ont divisé la cavité de segmentation en plusieurs grandes loges.

Fig. 3. Fragment de l'hémisphère supérieur d'un œuf de la fin du sixième jour, dans lequel la cavité de segmentation est subdivisée en un très grand nombre de lacunes intercellulaires. Les cellules hypoblastiques s'allongent verticalement et tendent à atteindre la voûte épiblastique.

Fig. 4. Spécimens de cellules hypoblastiques au début du sixième jour, à un fort grossissement.

A. Trois cellules allongées, deux à prolongements pseudopodiques, dont un réunit deux cellules. Deux des cellules allongées communiquant ensemble ne sont pas séparées par une membrane à l'endroit étranglé.

B. Prolongement cellulaire pseudopodique réunissant deux cellules, mais tellement mince qu'il pourrait tout au plus admettre un seul des gros grains vitellins.

C. Trois cellules très allongées, à grains vitellins orientés transversalement, et une cellule polyédrique, à grains vitellins orientés dans toutes les directions. Deux des cellules allongées ont à une de leurs deux extrémités un prolongement pseudopodique renflé à son extrémité.

Fig. 5. Coupe transversale d'un œuf de la fin du sixième jour, prise un peu au-devant du blastopore.

La majeure partie de la masse hypoblastique est entrée dans la formation réticulaire.

Fig. 6. Coupe transversale de l'œuf de la figure précédente. Elle est située plus en avant (plus vers le pôle supérieur) que celle-là. Elle ne touche plus la masse hypoblastique compacte.

l. Lacune que je considère comme le véritable reste de la cavité de segmentation.

Fig. 7. Coupe transversale d'un œuf de la fin du septième jour, montrant le refoulement du mésoblaste au niveau du tube alimentaire.

s. n. Échancrure de l'épiblaste à l'endroit où va se former le système nerveux central.

Fig. 8. Coupe transversale d'un œuf du neuvième jour (première moitié).

s. n. Système nerveux.

v. pr. Début de l'épaississement protovertébral du mésoblaste. A gauche, on voit que la double rangée de cellules situées sous l'épiblaste se continue dans le mésoblaste périphérique composé d'une seule rangée cellulaire.

Fig. 9. Coupe transversale, faite au niveau du cou d'un embryon du dixième jour. Le système nerveux (s. n.) est très avancé dans sa formation. La couche mésoblastique unicellulaire est bien distincte tout autour de l'œuf. L'épaississement protovertébral (v. pr.) est considérable, bien distinct de l'hypoblaste sous-jacent. Les grains vitellins y sont notablement réduits dans leur volume. Des espèces de côte des protovertèbres proéminent vers l'intérieur de l'œuf, et commencent à séparer la notocorde (c. d.) du reste de la masse hypoblastique.

Fig. 10. Coupe transversale à travers le tronc d'un embryon du douzième jour. Le système nerveux s'est isolé de l'ectoderme. La notocorde est arrondie, ses grains vitellins sont très réduits. L'hypoblaste a passé entre la notocorde et la lumière du tube alimentaire, dont il complète maintenant la paroi.

SUR LA STRUCTURE

DES

PÉDICELLAIRES GEMMIFORMES DE SPHAERECHINUS GRANULARIS

ET D'AUTRES ÉCHINIDES;

PAR

Alexandre FŒTTINGER.

Docteur en sciences naturelles, conservateur et prosecteur d'anatomie comparée
à l'Université de Liége.

TRAVAIL DU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE A GIESSEN.

Les *Pédicellaires gemmiformes* de *Sphærechinus granularis* présentent certaines particularités qui les séparent, d'une façon tranchée des *Pédicellaires ophicéphales* et *tridacytiles* que possède cet Oursin. Ce ne sont pas seulement, comme ceux-ci, des organes munis d'appareils de préhension, et consistant chacun en une hampe plus ou moins rigide terminée par une tête à trois valves mobiles, mais ce sont encore des organes de sécrétion. La fonction sécrétoire est accomplie par les trois valves de la tête, et de plus par des glandes particulières existant sur la tige.

Percy Sladen (1) fut le premier qui découvrit et décrivit ces glandes de la tige; toutefois, la description qu'il en donne et les figures qui accompagnent son travail, sont bien loin d'être l'expression exacte de la réalité, ou pour mieux dire, l'auteur n'a

---

(1) W. Percy Sladen, *On a remarkable Form of Pedicellaria, and the Functions performed thereby.* Annals and Magazine of Natural History. August. 1880, p. 101, pl. XII et XIII.

pas su vaincre les difficultés que présente la solution de cette question, et il n'a vu qu'une faible partie de la structure histologique de ces organes glandulaires. Dans le cours de ma description, j'aurai soin de rectifier, autant que possible, les erreurs de mon prédécesseur, et d'indiquer la façon de les éviter.

J'ai entrepris ces recherches sur la proposition de M. le professeur H. Ludwig, à Giessen, au laboratoire duquel j'ai travaillé pendant l'été de cette année. Je suis heureux de pouvoir adresser ici mes remercîments les plus sincères à M. Ludwig pour les conseils qu'il n'a cessé de me donner pendant l'exécution de ce travail.

Ainsi que l'a fait Sladen, je commencerai la description des *Péd. gemmiformes* par l'examen des glandes de la tige; et je crois devoir agir de la sorte, par la raison que ces glandes, qui ont une structure analogue à celle des valves de la tête, se présentaient dans un meilleur état de conservation que ces dernières, et par suite, je pourrai les décrire d'une façon bien détaillée et y ramener les organes terminaux du Pédicellaire.

Je n'ai pu opérer sur des objets frais, et j'ai dû me contenter d'individus conservés dans l'alcool. Cette circonstance m'oblige à passer sous silence, ou à n'aborder que d'une façon sommaire, certains détails de structure que j'aurais été bien aise de résoudre d'une façon complète. Cependant, le matériel dont je disposais, préparé à Naples par M. le professeur H. Ludwig même, se trouvait dans un si bon état de conservation, que, pour ce qui regarde les organes glandulaires, il était tout à fait suffisant.

Déjà à l'œil nu on peut reconnaître sur les *Péd. gemmiformes* une dilatation de la tige située plus ou moins près de leur base. Cette dilatation est tantôt faible, tantôt très accentuée. Certains Pédicellaires, notamment au sommet du test de l'Oursin, sont pour ainsi dire sessiles; chez eux, la tête et les glandes se touchent presque, n'étant séparées que par un léger étranglement, c'est-à-dire par une très courte portion de la tige.

J'ai examiné plus de deux cents Pédicellaires appartenant à une dizaine d'exemplaires de *Sph. granularis*, de toutes dimensions, et *jamais* je n'ai trouvé un *Péd. gemmiforme* dépourvu des

glandes de la tige. Je ne puis, en conséquence, admettre ce que dit, à ce propos, P. Sladen (1) : « It occasionally happens that a *Pedicellaria globifera* may be met with which is devoid of the glandular sacculi upon its stem; and no difference would at first sight be noticed between this and the stem of one pedicellariæ upon which no such dilatation is known to occur. » Je reviendrai plus loin sur ces cas où Sladen croit qu'il n'existe pas de glandes. Quel que soit l'individu examiné, j'ai toujours trouvé tous les *Péd. gemmiformes* munis de ces organes. J'ai également observé ces derniers sur des exemplaires de *Sph. granularis* mesurant un $^1/_2$ centimètre de diamètre, et ils étaient même dans un état de développement assez prononcé.

Déjà à la loupe, on remarque que la dilatation est divisée en trois parties par trois sillons longitudinaux. L'emploi d'un objectif à faible grossissement fait reconnaître (pl. XXVI, fig. 1), à l'intérieur de chacune des divisions de cette dilatation, une espèce de sac présentant à l'extrémité supérieure ou périphérique un petit orifice situé sur la ligne médiane. Ce sac plus ou moins ovoïde a sa grosse extrémité dirigée vers le bas. Ces trois divisions sont alternes avec les trois valves de la tête, comme on peut le voir aisément sur les Pédicellaires sessiles mentionnés précédemment, ainsi que sur ceux dont la tête n'est pas trop éloignée de la dilatation de la tige.

Pour arriver à la connaissance exacte de ces organes, il est nécessaire de recourir aux dilacérations et aux coupes pratiquées dans les différents sens. Il est également indispensable de colorer les tissus que l'on veut observer. Mais ici se présente une difficulté due à l'existence d'une matière muqueuse (?) à l'intérieur de ces glandes. Cette substance muqueuse, en présence de l'eau et de beaucoup de solutions aqueuses, se gonfle considérablement, et comme cette augmentation de volume est très rapide, la masse ne peut s'écouler par le petit orifice du sac glandulaire, celui-ci se distend fortement, puis crève, ses parois étant trop minces et trop délicates pour résister à l'action expan-

(1) *Loc. cit.*, p. 104.

sive de la masse interne. Si l'on observe cette action sous le microscope, on voit cette matière se répandre plus ou moins rapidement autour de l'organe. Ce gonflement n'a pas lieu seulement sur les Pédicellaires frais, mais aussi sur ceux conservés dans l'alcool depuis plusieurs mois. Les *Sph. granularis* dont j'ai fait usage ont été mis dans l'alcool il y a un an. Si l'on traite par l'alcool un de ces Pédicellaires déchirés, avec la masse interne répandue autour de sa tige à la façon d'un nuage, le mucus se contracte fortement et reprend son volume primitif (il s'agit de Pédicellaires conservés dans l'alcool, je n'ai opéré que sur ceux-là); mais la masse s'étant épanchée au dehors, le mucus rétracté par l'alcool ne se trouve plus à l'intérieur des glandes, il forme autour de la tige un amas irrégulier. Les glandes déchirées, vides ou à peu près, se contractent également par ce réactif et sont tout à fait déformées.

Or, pour faire des coupes, il faut décalcifier le Pédicellaire, la baguette centrale et le squelette calcaire des valves de la tête empêchant de pratiquer des sections convenables. Il est en outre nécessaire de colorer les préparations. P. Sladen recommande la décalcification par l'acide chlorhydrique en solution de 2 °/₀ dans l'alcool à 70°, puis après lavage, coloration par l'hématoxyline.

J'ai employé une autre méthode. Je décalcifie les Pédicellaires par l'acide chromique en solution aqueuse de 1 pour 400, je lave à l'eau, et je colore par le carmin ou l'hématoxyline. La *plupart* des Pédicellaires traités de la sorte montraient leurs glandes de la tige déchirées et déformées par suite de l'expulsion du mucus gonflé par la solution aqueuse d'acide chromique.

Ce procédé, qui semble défectueux au premier abord, permet de reconnaître immédiatement (ce qui est excessivement avantageux) quels sont les Pédicellaires dont les glandes se gonflent, et ceux chez lesquels ces organes ne subissent pas d'action apparente sous l'influence de l'eau. Plus loin, on verra quelles différences importantes existent entre ces deux catégories de Pédicellaires, sous le rapport de la structure. Je puis toutefois dire ici : dans les premiers, les glandes ne contiennent que du mucus ;

chez les seconds, le contenu est pour la plus grande partie formé par des cellules.

On trouve toujours un certain nombre de Pédicellaires dont les glandes ne s'altèrent pas au contact de l'eau, et l'on peut reconnaître que ce sont ceux dont la dilatation glandulaire est peu apparente. Les Pédicellaires dépourvus de glandes, observés par Sladen sont précisément ceux chez lesquels les glandes ont peu de volume, ne se gonflent pas par l'eau, et sont, comme je le montre dans la description histologique de ces organes, les plus favorables pour étudier et comprendre ces derniers.

Je suis convaincu que si Sladen s'était donné la peine de faire des coupes transversales de ces Pédicellaires, soi-disant sans glandes, il aurait évité bien des erreurs.

On pourrait objecter que la méthode de décalcification par une solution aqueuse doit donner de mauvais résultats, et que lorsqu'on fait des coupes transversales, on ne doit plus avoir sur ces coupes que la paroi et une partie du contenu. Cela est exact, mais la partie du contenu qui reste dans la glande étant identique à celle qui s'est écoulée, cela suffit. Au reste, pour étudier le contenu proprement dit de ces glandes, qui augmentent de volume par l'eau, il n'est pas nécessaire de décalcifier et de faire des coupes; il suffit d'examiner cette partie sur des préparations faites par dissociation du Pédicellaire. Il est même indispensable d'observer quelques-unes de ces glandes dans le baume ou dans la glycérine, sans les avoir mises préalablement au contact de solutions aqueuses, car le mucus se modifie sensiblement en présence de ces solutions.

Passons maintenant à la description histologique de la dilatation glandulaire de la tige. La dilacération permet de reconnaître : *a*) une membrane épithéliale enveloppante, commune aux trois glandes, à la tige et au reste du Pédicellaire; *b*) les glandes proprement dites, dans lesquelles on distingue une enveloppe formée de fibres transversales, et un contenu très variable d'aspect.

Une coupe transversale pratiquée à travers les glandes ne les rencontre pas toutes trois au même niveau, par suite de leur

position différente sur la tige. Elles sont, en effet, plus ou moins éloignées de la tête, quoique accolées et formant une même dilatation du pédicule; elles sont probablement disposées en spirale. Les coupes, faites à la partie tout à fait supérieure de la dilatation, rencontrent le sommet et l'orifice de la glande située le plus haut sur la tige; les coupes suivantes montrent les sections de deux glandes, enfin plus loin on obtiendra la coupe des trois sacs glandulaires.

Sur une coupe transversale, faite au niveau des glandes, on observe de dehors en dedans (pl. XXVI, fig 2, et pl. XXVII, fig. 4) :

Un épithelium ou membrane enveloppante, *a*;

Une couche de tissu conjonctif, *b*;

A l'intérieur de la couche conjonctive et réunies par elle on trouve les coupes des trois glandes.

Ces coupes montrent à l'extérieur une couche de fibres musculaire, *c*, circonscrivant le contenu, *d*, de la glande formé tantôt par du mucus terminé à la périphérie par des cellules, tantôt par des cellules plus ou moins modifiées.

P. Sladen (1) dit à ce sujet :

« A transverse section through the stem-dilatation (pl. XII, fig. 8) presents the following series of tissues : — 1. Epithelial nucleated cells of the investing membrane; 2. A neuro-muscular layer with granular fusiform cells distributed here and there; 3. Tissue with numerous large colourless cells; 4. A layer of large areolar spaces and gland-cells and ducts; 5. The central mass, composed of a very finely reticulated substance, densely filled up with mucous matter (pl. XII, fig. 8). A longitudinal section through the organ indicates the distribution of these tissues, and also that the structure enumerated above belongs essentially to the gland-sac, with the exception of the epithelial layer of the common investing membrane. »

Je dois dire que sur aucune coupe transversale ou longitudinale, je n'ai vu les différentes couches mentionnées par P. Sladen.

---

(1) *Loc. cit.*, p. 104.

Cet auteur a été induit en erreur par une mauvaise coupe transversale faite à travers une dilatation déformée. J'ai obtenu des coupes sur lesquelles, à peu de chose près, les divers tissus indiqués par Sladen semblaient exister. Ces coupes provenaient de glandes déformées par l'eau et rétractées par l'alcool.

Le dessin donné par Sladen montre qu'il s'agit évidemment d'un de ces organes mal conservé. En effet le contour de la glande figurée n'est pas régulier, mais présente des courbes dans divers sens qui indiquent que cette dernière était déprimée en certains endroits. La coupe, par suite de la déformation de l'organe, n'a pas été transversale, mais en grande partie oblique, ce qui est visible notamment pour la partie représentée dans la moitié droite du dessin. Les glandes non altérées affectent toujours à la coupe transversale une forme à peu près circulaire, sans dépressions, comme il y en a dans le dessin de Sladen.

La couche *a* de Sladen (1) est l'épithélium.

Sa couche neuromusculaire existe également mais n'a pas l'épaisseur de sa couche *b*; de plus cette couche n'est pas située immédiatement au-dessous de l'épithélium, comme le prétend cet auteur, mais elle en est séparée par du tissu conjonctif.

Sa couche *c* n'est pour moi que la coupe de l'épithélium faite plus au moins parallèlement à sa surface par suite de la déformation de la glande.

Sa couche *d* « of large areolar spaces and gland-cells and ducts, » n'existe pas.

Je ne sais vraiment où l'auteur a pu voir des conduits glandulaires. Cette couche est peut-être la couche conjonctive, ou plutôt la partie périphérique du contenu modifié par l'alcool. On trouve parfois sur certaines coupes que la couche externe du contenu de la glande présente un aspect plus ou moins aréolaire, mais cela tient soit à l'action de l'alcool sur le mucus, soit à la transformation incomplète des cellules qui, comme nous le verrons plus loin, constituent le contenu primitif des glandes. Le

(1) *Loc. cit.*, pl. XII, fig. 8.

dessin de P. Sladen est trop obscur pour que je puisse me faire une opinion certaine sur la signification de sa couche *d*.

Quant à sa masse centrale réticulée *e*, cette apparence réticulée n'est pas constante et est pour moi artificielle et due à l'action de l'alcool.

L'épithélium ou membrane enveloppante, d'une épaisseur moyenne de 0,005 à 0, 007 millimètre, entoure la tige et les glandes, et présente à peu près partout les mêmes caractères. Je ne puis sur ce sujet entrer dans beaucoup de détails, n'ayant pu étudier ce tissu fais. Je me bornerai donc à signaler quelques particularités, qui, je pense, doivent exister sur le vivant. Si l'on examine de face, après l'avoir placée dans le baume, une portion de cette membrane, prise à un Pédicellaire non décalcifié, et non coloré, on voit que cet épithélium est formé d'une couche protoplasmique finement granuleuse dans laquelle se trouvent de petits corps pigmentaires violets, très foncés et fortement réfringents. On y observe également un grand nombre de noyaux granuleux ordinairement ovalaires, plus gros que les corpuscules pigmentaires, et légèrement colorés en violet, comme si la préparation avait été traitée par l'hématoxyline. Cette coloration n'est pas due à la présence de granulations pigmentaires, mais est répandue uniformément dans tout le noyau. Enfin la membrane elle-même, le protoplasme, semble être colorée faiblement en violet. Dans ce tissu vu de face, sur les préparations colorées ou non, on n'observe pas de trace de limites de cellules; on aperçoit seulement des traînées granuleuses (pl. XXVI, fig. 3) réunissant les noyaux et les corpuscules pigmentaires, parfois il n'y a que de petites lignes irrégulières disposées çà et là. Sur les Pédicellaires décalcifiés et traitées par le carmin (l'acide chromique décolore entièrement tout le pigment), les corpuscules pigmentaires et les noyaux s'imprègnent fortement de matière colorante. Cette membrane superficielle contient en outre des corps calcaires, plus ou moins volumineux, ayant à peu près la forme d'un C (pl. XXVI, fig. 5).

Les corpuscules pigmentaires réunis en plus grand nombre que dans le reste de l'épithélium, forment souvent des traînées

longitudinales situées surtout dans les sillons existant entre les trois glandes.

Une coupe longitudinale ou transversale (pl. XXVI, fig. 4) montre cette membrane formée d'une couche protoplasmique limitée par une cuticule que l'on peut isoler. J'ai en effet, sur certaines préparations par dilacération, obtenu une mince membrane anhyste, se colorant faiblement par le carmin et qui doit être la cuticule de la couche superficielle du Pédicellaire. Dans le protoplasme on distingue les noyaux et les corps pigmentaires disposés çà et là. De plus, certaines lignes perpendiculaires ou obliques à la surface de la membrane, semblent au premier abord être des limites de cellules (pl. XXVII, fig. 4). Mais il n'en est rien, et autant que j'ai pu m'en convaincre, cet épithélium serait formé par une couche protoplasmique vacuoleuse, limitée extérieurement par une cuticule anhyste; les noyaux et les corps pigmentaires seraient répandus çà et là dans le protoplasme.

Chez les Pédicellaires de tout jeunes exemplaires de *Sph. granularis* le pigment ne se trouve pas sous forme de corpuscules situés un peu partout dans la membrane superficielle, mais existe seulement dans des cellules pigmentaires (pl. XXVI, fig. 7, 8, et 9). Ces cellules, plus ou moins ramifiées, sont violettes. Elles renferment un grand nombre de granulations pigmentaires violettes, très foncées, et accumulées en certains points en si grand nombre, que ces endroits paraissent noirs. Le noyau se montre sous forme d'une tâche claire. La membrane d'enveloppe de ces petits Pédicellaires contient aussi un grand nombre de corps calcaires en forme de C. La tête et la tige possèdent des cellules pigmentaires semblables à celles que l'on trouve au niveau des glandes.

L'orifice de chaque glande est circulaire, et situé à peu près à l'extrémité supérieure ou périphérique de l'organe. Parfois il apparaît sous une forme ovale, due, je pense, à un léger état de contraction. Le bord de cet orifice, dépourvu de noyaux et de corps pigmentaires, présente une striation concentrique à l'ouverture, et une faible striation perpendiculaire à celle-ci (pl. XXVI, fig. 13). Cette striation concentrique est due, je crois, à la pré-

sence de fibres musculaires qui formeraient là une sorte de sphincter. Plus en dehors les corps pigmentaires et les noyaux sont accumulés en grande quantité, puis l'on arrive graduellement à la membrane enveloppante, telle qu'elle existe dans le reste du Pédicellaire.

Au niveau des glandes, au-dessous de la membrane épithéliale, se trouve une couche de tissu conjonctif dont l'épaisseur est excessivement différente suivant les divers points que l'on considère (pl. XXVI, fig. 2). Entre les glandes (pl. XXVII, fig. 4), ce tissu est assez abondant, mais sur la plus grande partie de l'étendue de ces dernières, il devient très mince surtout dans la partie moyenne, la plus bombée de ces glandes. Vers les extrémités supérieure et inférieure, plus ou moins rétrécies de ces organes, ce tissu est plus épais; il se continue au-dessus et au-dessous des glandes avec le tissu conjonctif qui forme, pour la plus grande partie, la masse enveloppant la tige calcaire centrale.

Ce tissu conjonctif est manifestement fibrillaire dans les endroits où il se trouve en petite quantité; les fibrilles sont plus ou moins parallèles entre elles et sont concentriques aux glandes; çà et là se montrent de petits noyaux granuleux, de plus il semble y avoir une substance finement granuleuse entre ces fibrilles. Dans les points où cette couche devient plus abondante, les fibrilles forment un feutrage irrégulier et lâche, de telle sorte que, sur des coupes, ce tissu a un aspect aréolaire surtout bien indiqué dans la tige, en dehors des glandes. Dans cette couche conjonctive se trouvent des amas de corpuscules réfringents au centre desquels on aperçoit souvent un corps se colorant en rouge par le carmin et ayant l'apparence d'un noyau (pl. XXVI, fig. 6). Je n'ai pu, faute de matériel frais, aller plus avant dans l'étude de ce tissu. Dans la tige ce tissu conjonctif montre parfois des faisceaux fibrillaires longitudinaux, peut-être de nature nerveuse.

Nous arrivons maintenant aux différentes couches qui constituent les sacs glandulaires proprement dits. La membrane épithéliale et le tissu conjonctif sous-jacent existent, en effet, dans toute l'étendue du Pédicellaire, et sont communs aux trois glandes.

Les couches suivantes sont propres à chacun de ces organes (pl. XXVI, fig. 2).

La plus externe d'entre elles est formée par des fibres musculaires disposées à peu près transversalement à chacune des glandes; toutefois près de l'extrémité supérieure, ces éléments deviennent plus ou moins obliques de façon à être concentriques à l'orifice.

Sur les Pédicellaires non décalcifiés et non colorés, ces fibres se montrent teintées légèrement en violet; cette coloration est uniforme et surtout apparente aux endroits contractés de ces éléments musculaires.

Ces fibres sont plates, étroites, longues et effilées aux deux extrémités; à leur surface existe un noyau assez grand, ovalaire, aplati, entouré d'une petite quantité de protoplasme (pl. XXVI, fig. 14). Cette couche est, je crois, non interrompue sur toute l'étendue du sac glandulaire (pl. XXVI, 10), bien que sur beaucoup de préparations on aperçoive çà et là des fibres plus ou moins écartées l'une de l'autre. Je considère ces écartements comme artificiels, et produits le plus souvent à la suite de dilatations trop grandes du sac au contact des solutions aqueuses; dans ces circonstances les fibres se sépareraient l'une de l'autre (la couche musculaire étant par là dissociée en partie), mais ne reviendraient pas à leur position primitive lorsque l'on traite ensuite les glandes par l'alcool.

Ces fibres présentent souvent des parties fortement contractées, se colorant par le carmin et l'hématoxyline, tandis que le reste forme une bandelette à peu près incolore et striée longitudinalement. La substance musculaire semble s'être amassée en ces points, laissant à vide une fine membrane d'enveloppe qui se serait plissée par suite de son élasticité. Si la partie incolore d'une de ces fibres vient à être brisée à peu de distance de la portion épaisse et colorée, on croit se trouver en présence d'une cellule pourvue de cils vibratiles. J'ai figuré un de ces cas (pl. XXVI, fig. 11), et la ressemblance avec une cellule ciliée était telle, que ce n'est que par l'emploi d'un très fort objectif à immersion que j'ai pu reconnaître la véritable nature de cette soi-disant cellule :

ce qui représentait le corps de cette dernière était plus ou moins cylindrique, caché en partie par d'autres tissus dans la préparation, tissus avec noyaux, et empêchant de décider si l'un de ceux-ci appartenait ou non à cette fibre musculaire. De plus, à la limite de séparation existant entre la portion colorée et celle qui ne l'était pas, il y avait une sorte de bourrelet, et finalement les stries s'arrêtaient précisément à la partie colorée, étaient à peu près de même longueur et avaient l'aspect de cils vibratiles. D'autres fois on trouve des fragments contractés pourvus, à chacune de leurs deux extrémités, d'une portion incolore et striée (pl. XXVI, fig. 12).

Ces fibres sont bien apparentes dans le corps de chaque sac glandulaire, mais près de l'orifice elles deviennent peu visibles; comme je l'ai dit plus haut, je pense que c'est à leur présence qu'est due la striation concentrique à l'ouverture. A la base de chaque glande ces fibres deviennent un peu obliques, et se croisent de façon à constituer une extrémité bien solide.

Je ne crois pas me tromper en supposant que cette couche musculaire est celle que P. Sladen appelle neuro-musculaire *b*. Pourquoi neuro-musculaire? Qu'il y ait dans ce tissu des éléments nerveux, cela n'est pas douteux; mais je pense que ces éléments y existent comme dans tout tissu musculaire et qu'il est préférable de nommer cette couche simplement musculaire.

Il me reste à décrire la partie la plus intéressante des sacs glandulaires, c'est-à-dire la partie chargée des fonctions de secrétion. Toutes les couches précédentes ne sont que des membranes destinées soit, comme les deux premières, la membrane épithébale et la couche de tissu conjonctif, à servir d'enveloppes communes à tout le Pédicellaire, soit comme la couche musculaire, à servir de paroi propre aux sacs glandulaires de la tige, et à permettre à ceux-ci de se contracter et aussi de se dilater jusqu'à un certain point. Il est plus que probable que ces glandes, à l'état vivant, peuvent normalement augmenter de volume dans certaines circonstances.

Voyons d'abord ce que l'on observe par la dilacération de ces organes, et afin d'être sûr de ne pas modifier le contenu par

l'eau, examinons-le, soit dans la glycérine, soit dans le baume de Canada. On trouve ce contenu formé généralement par une matière blanchâtre, granuleuse, de nature muqueuse (?), renfermant une infinité de petites granulations réfringentes. Cette substance contient de plus un grand nombre de corpuscules ayant souvent l'aspect de corps cristalloïdes (pl. XXVII, fig. 3) ; ils sont réfringents, de formes très variables, plus ou moins homogènes, d'habitude allongés et de dimensions très différentes. Ces corpuscules se colorent en violet par la solution alcoolique alunée d'hématoxyline. Lorsque l'on fait agir les solutions aqueuses de carmin ou d'hématoxyline sur ces éléments, ceux-ci se gonflent peu à peu (pl. XXVII, fig. 2) et se colorent légèrement, puis leurs contours deviennent tellement pâles qu'on ne saurait dire s'ils éclatent à un moment donné, ou s'ils se dissolvent. Je considère cette dernière interprétation comme étant la plus vraisemblable, car le mucus contenant ces corpuscules, traité par l'eau jusqu'à ce que ces derniers aient disparu, puis par l'alcool, qui le rétracte fortement, ne renferme pas de trace de ces éléments; du moins je n'en ai pu apercevoir. Si l'on traite par l'alcool ces corpuscules en voie de gonflement, on arrête le mouvement et peu à peu les éléments reprennent leur forme et leur volume primitifs, ou bien apparaissent plus ou moins déformés.

Le mucus a souvent un aspect fibrillaire ou filamenteux, dû. je pense, à une sorte de coagulation déterminée par l'alcool (pl. XXVII, fig. 1).

Le mucus se gonfle beaucoup par l'eau et les solutions aqueuses, même sur des Pédicellaires conservés depuis près d'un an dans l'alcool. L'alcool fait rétracter le mucus qui se gonflera chaque fois qu'il sera mis en contact avec l'eau, l'alcool ne lui faisant pas perdre cette propriété.

Chez de jeunes exemplaires de *Sph. granularis*, n'ayant pas 1 centimètre de diamètre, on trouve déjà des Pédicellaires dont le contenu des glandes se gonfle par l'eau au point de faire éclater les sacs glandulaires. Comme ce gonflement n'est pas brusque et qu'il peut être suivi à la loupe, j'en ai profité pour obtenir de

bonnes préparations. Chez ces jeunes individus les glandes avaient été déformées et rétractées par l'alcool. Après les avoir légèrement colorées par l'hématoxyline alcoolique, je les ai placées dans l'eau, les glandes se sont distendues, puis, lorsque j'ai trouvé le gonflement bien uniforme et tel qu'il doit être probablement sur le vivant, je les ai mises dans la glycérine; ce liquide a pour avantage de maintenir ces organes dans l'état où ils sont; c'est-à-dire que les glandes restent gonflées. Ce procédé est très favorable pour l'étude et m'a donné d'excellents résultats.

J'ai dit que le contenu de la glande était une masse blanchâtre, granuleuse. Cela est vrai, mais cette dernière ne constitue pas à elle seule tout ce contenu. Si, au moyen d'aiguilles, on enlève cette masse, on voit que la périphérie de ce dernier est formée par un réseau plus ou moins régulier (pl. XXVII, fig. 7) appliqué contre la couche musculaire.

Les mailles de ce réseau sont ovalaires ou plus ou moins circulaires, et le réseau lui-même est composé d'une série de petits polygones dont les uns contiennent comme des restes de noyaux avec du protoplasme, les autres seulement de la substance muqueuse; les mailles sont remplies par cette même substance. Parfois ce réseau est d'une régularité réellement étonnante. Le contenu est donc dans ce cas formé par une substance granuleuse (le mucus) terminée tout à fait à la périphérie, c'est-à-dire au contact de la couche musculaire, par un réseau paraissant constitué par des cellules et des restes de cellules disposés en un seul plan.

Sur les glandes non dilacérées, examinées dans le baume de Canada ou dans la glycérine, on aperçoit déjà, à un faible grossissement, ce réseau situé sous la couche musculaire; mais la présence des tissus sus-jacents empêche d'en reconnaître les caractères exacts. Ce réseau est d'une *très faible épaisseur* et n'est visible que lorsqu'il est étalé; à la coupe optique, on n'en aperçoit que de faibles traces.

D'autres préparations montrent ce réseau composé uniquement par des cellules dont quelques-unes sont plus ou moins

altérées (pl. XXVII, fig. 5); le protoplasme dans ces dernières fait en partie défaut, les noyaux ont perdu leur forme sphérique, sont devenus homogènes et se colorent fortement par le carmin.

La comparaison de ces deux sortes de réseaux fait voir que dans le premier cas il s'agit bien de cellules en voie de transformation.

La masse principale du contenu, qui dans les cas précédents était formée par du mucus, n'est pas toujours une matière granuleuse ne renfermant aucun élément cellulaire. On observe souvent que cette masse est en partie constituée par des fragments protoplasmiques irréguliers, contenant des noyaux sphériques bien nets ou des noyaux déformés, et par des débris de parois cellulaires; parfois ces restes de cellules remplissent presque toute la cavité du sac glandulaire. Il n'est pas rare de trouver des noyaux en voie de transformation, paraissant montrer les phases de transition entre les noyaux intacts, tels que nous les verrons décrits plus loin, et les corpuscules réfringents du mucus.

Mais il est difficile, au moyen de dilacérations, de se faire une idée exacte de la distribution et de la composition de ce contenu, et l'on doit avoir recours aux coupes dans divers sens.

Les observations mentionnées précédemment ont été faites sur des Pédicellaires non décalcifiés et colorés ou non par l'hématoxyline en solution alcoolique. Si l'on décalcifie par l'acide chromique et que l'on colore par le carmin, on trouvera que le mucus dans les divers cas ne renferme plus ces corpuscules réfringents particuliers; le restant de ses caractères est maintenu et les petites granulations se colorent fortement par le carmin. Dans ces préparations l'on voit d'une façon plus nette les diverses sortes de réseaux que l'on trouve à la périphérie. Les tissus sont ici plus clairs, et l'on n'est pas gêné par la présence des corpuscules pigmentaires, le pigment étant tout à fait décoloré par l'acide chromique. On aperçoit bien mieux les noyaux altérés ou non. Il faut évidemment examiner toujours les glandes par l'intérieur, c'est-à-dire que la face externe du sac doit être appliquée sur le porte-objet.

Par la décalcification au moyen d'une solution aqueuse d'acide chromique, on reconnaît que les Pédicellaires peuvent être classés en deux catégories: ceux dont les glandes renferment un contenu se gonflant par l'eau et qui se déchirent à la suite de cette augmentation de volume, et ceux dont les glandes ne subissent pas de changement de volume apparent au contact de l'eau. Les premiers ne renferment dans leurs sacs glandulaires que du mucus et quelques débris de cellules à la périphérie, les seconds contiennent surtout des restes de cellules, et le mucus y est en petite quantité.

Passons maintenant à l'examen des coupes transversales et longitudinales.

Tandis que les divers Pédicellaires présentent la même structure pour ce qui regarde l'épithélium, la couche conjonctive et la couche musculaire, le tissu glandulaire ou contenu de la glande varie considérablement d'un exemplaire à l'autre.

Je vais décrire les principaux cas que l'on rencontre, en commençant par la forme la plus fréquente.

J'ai dit précédemment que *la plupart* des Pédicellaires décalcifiés par une solution aqueuse d'acide chromique, montraient, après l'action de ce réactif, leurs sacs glandulaires déchirés, et entourés par un nuage de mucus. Si l'on colore par le carmin, puis que l'on traite par l'alcool un de ces Pédicellaires avec glandes déchirées, l'alcool rétractera le mucus et les glandes déformées ne reprendront pas leur aspect bombé primitif. Une coupe transversale mince au niveau de ces glandes montrera l'épithélium, le tissu conjonctif, les couches musculaires et à l'intérieur de celles-ci le contenu des glandes constitué par une matière granuleuse. L'eau a légèrement modifié cette substance; on pourrait objecter ici que l'eau altérant cette matière, a pu agir également sur les cellules en voie de transformation qu'elle peut renfermer. En parlant des dilacérations j'ai signalé quelles étaient les modifications éprouvées par ce mucus sous l'influence de l'eau. Les corpuscules réfringents disparaissent et la masse se gonfle, mais les autres éléments, tels que noyaux ou débris de parois cellulaires, ne s'altèrent pas, comme on peut le voir par

comparaison de deux Pédicellaires traités l'un par l'eau et coloré, l'autre coloré et dilacéré dans la glycérine.

Mais tout à fait à la périphérie du contenu, dans le cas qui nous occupe, on remarque (pl. XXVII, fig. 6) accolés à la couche musculaire, des corpuscules homogènes, fortement colorés en rouge et entourés d'une substance granuleuse différente de celle qui forme le contenu de la glande. Nous verrons plus loin que ces corpuscules ne sont que les restes des noyaux des cellules les plus superficielles du contenu glandulaire, restes qui sont encore entourés d'une petite quantité de protoplasme.

Le mucus qui remplit le sac se présente sous forme d'une matière granuleuse renfermant des granulations assez grosses, brillantes, qui se colorent en rouge par le carmin. Cette substance semble parfois aréolaire; mais cette apparence n'est qu'artificielle et n'indique nullement une structure propre à ce mucus. D'autres fois cette matière a un aspect fibrillaire.

Voilà la forme la plus simple du contenu glandulaire, forme qui représente aussi le degré le plus avancé de transformation du contenu primitif des glandes.

Je dois dire que jamais je n'ai observé des glandes ne possédant pas encore *quelques restes de noyaux et de protoplasme* accolés à la couche musculaire, c'est-à-dire que jamais le contenu n'était constitué *exclusivement* par la substance muqueuse.

Sur ces coupes, pas plus que sur les suivantes, on ne peut voir le réseau périphérique ; celui-ci n'est indiqué qu'en certains points, là où il y a encore des cellules assez bien limitées.

D'autres coupes (pl. XXVII, fig. 8) montrent les corpuscules périphériques remplacés par des noyaux déformés, plus ou moins aplatis qui sont entourés d'une quantité de protoplasme plus grande que celle que l'on observe dans le cas précédent, et ce protoplasme est délimité autour de chacun des éléments nucléaires: ce sont des restes de contenus cellulaires.

Certains Pédicellaires montrent enfin des détails qui indiquent la composition réelle de ces glandes et qui donnent l'interprétation des différents cas que l'on peut observer. Ces détails sont encore mieux représentés dans les Pédicellaires que je vais décrire ci-après.

Si, au lieu de prendre pour sujet d'étude un de ces Pédicellaires qui se déchirent par l'eau, et j'entends par là ceux dont le contenu glandulaire se gonfle par ce liquide et se répand au dehors des glandes, si, dis-je, au lieu d'un de ceux-là, on prend un de ces Pédicellaires qui ne se gonflent pas et ne se déchirent pas au contact de l'eau, et ils sont assez nombreux et assez faciles à trouver, on obtiendra des résultats très intéressants.

Ces Pédicellaires se distinguent par le faible développement des sacs glandulaires de la tige. Toutefois on ne doit pas croire que tous les Pédicellaires, dont les sacs sont d'un petit volume, soient propres à ces observations, non, car il en est parmi eux qui montrent, pour ce qui concerne le contenu, les détails signalés dans les cas précédents. Mais tous ceux qui ne se gonflent pas par l'eau, renferment des éléments cellulaires en abondance, tandis que les autres ne contiennent que du mucus et quelques traces de cellules à la périphérie.

Dans un état moins avancé de transformation muqueuse on trouve, tant à la coupe transversale qu'à la coupe longitudinale, le contenu glandulaire constitué de la façon suivante : à la périphérie existe une couche incomplète de matière protoplasmique avec noyaux sphériques ou déformés (pl. XXVII, fig. 9); puis on passe rapidement à un tissu formé par des débris de parois cellulaires, des noyaux distribués çà et là, et entre eux se trouve une substance granuleuse analogue au mucus.

Chez d'autres glandes moins modifiées, on observe à la partie externe (pl. XXVII, fig. 10), du protoplasme contenant des noyaux sphériques situés plus ou moins près de la couche musculaire; entre eux on distingue des lignes brisées, ce sont les restes des limites des cellules qui, primitivement, formaient le contenu de la glande. En se rapprochant du centre de l'organe on voit que le proloplasme change d'aspect, et prend peu à peu les caractères du mucus proprement dit. Les noyaux se transforment également: de sphériques qu'ils étaient, ils deviennent irréguliers, puis homogènes et finalement disparaissent. J'ignore d'une façon bien *certaine* si cette disparition existe en réalité. Je crois plutôt que les gros corpuscules réfringents du mucus

ne sont que des noyaux transformés. C'est du moins l'opinion que j'ai pu me faire en comparant les divers cas où il y avait, comme dans les figures 9 et 10 de la planche XXVII, passage entre les cellules et le mucus.

Parfois les restes de parois cellulaires sont assez considérables et se présentent sous formes de lignes brisées, longues et plus ou moins bifurquées (pl. XXVII, fig. 12-13). On voit dans ces cas que le protoplasme de certaines cellules est déjà en partie transformé en mucus.

D'autres Pédicellaires se montrent encore plus favorables, et donnent à la coupe des cellules complètes, comme constituant le contenu des glandes (pl. XXVII, fig. 11). Dans ce cas la périphérie de ce dernier est formée par des cellules, assez élevées, à protoplasme finement granuleux, à noyau périphérique granuleux, sphérique, possédant un nucléole très apparent. Quelques cellules sont en voie de dégénérescence muqueuse, leurs limites ont plus ou moins disparu et leur protoplasme est en partie changé en mucus; enfin, dans l'une d'entre elles, le noyau a subi également des modifications, il est devenu irrégulier et se colore plus fortement par le carmin. Les cellules internes sont plus petites et polyédriques; leurs caractères sont les mêmes que ceux des cellules précédentes. Vers le centre de la glande les cellules sont incomplètes et passent peu à peu au mucus.

D'après ces différents cas l'on peut déjà voir que le contenu des glandes est constitué par des cellules qui se transforment ultérieurement en une substance muqueuse.

Mais afin d'avoir une idée bien nette de ces organes il est nécessaire d'examiner des coupes longitudinales passant par l'orifice et le fond du sac. J'ai obtenu un grand nombre de ces coupes, et voici ce qu'elles m'ont montré. Je parle ici de ces glandes qui ne gonflent pas par l'eau et dont le contenu, comme on le sait, est formé principalement par des cellules et des débris de cellules. Le fond de la glande, c'est-à-dire la partie inférieure, était occupé par du protoplasme renfermant des restes de parois de cellules et des noyaux ; les parois latérales du sac (pl. XXVIII, fig. 4) étaient tapissées par un tissu analogue, mais

dont l'épaisseur était de beaucoup inférieure à celle de la couche du fond de l'organe. Ce protoplasme, vers le centre de la glande, passait insensiblement à la substance muqueuse, celle-ci constituant seule la partie centrale du contenu. De plus, la transformation était d'autant plus complète le long des parois de la glande, que l'on examinait un point de celle-ci plus voisin de l'orifice. J'ai représenté cette coupe sous un faible grossissement; on voit le centre formé par de la substance muqueuse et les parois recouvertes par du protoplasme renfermant des noyaux et des restes de cellules d'autant plus abondants qu'on s'éloigne de l'orifice. J'ai également figuré (pl. XXVIII, fig. 5), vue à un fort grossissement, une partie de ce protoplasme.

D'après les données précédentes il faut interpréter les faits observés de la façon suivante. Les *Pédicellaires gemmiformes* de *Sphærechinus granularis* présentent sur leurs tiges, à une certaine hauteur, trois sacs glandulaires à paroi musculaire, disposés autour de l'axe calcaire. Le contenu de ces glandes est constitué par des cellules formant une masse compacte remplissant toute la glande. Les noyaux de ces cellules sont parfaitement sphériques; ils possèdent un nucléole assez gros et leur contenu est légèrement granuleux. A un moment donné ces cellules subissent une sorte de dégénérescence, elles se transforment en une substance muqueuse (?). Les noyaux deviennent probablement les corpuscules réfringents particuliers. Cette transformation part de l'orifice, et s'étend peu à peu de ce dernier vers le fond et les parois latérales de la glande. Lorsque ce processus a envahi tout le contenu primitif du sac glandulaire, celui-ci se trouve renfermer une matière muqueuse, granuleuse, à caractères spéciaux, et se gonflant fortement au contact de l'eau douce. (Il est plus que probable que l'eau de mer n'augmente pas le volume de cette substance à cause de la proportion de sel qu'elle tient en solution.) Cependant il reste toujours à la périphérie quelques traces bien évidentes de cellules et de noyaux. Jamais je n'ai observé une glande dont le contenu fût *exclusivement* formé par la substance muqueuse. J'ai toujours trouvé à la périphérie, dans les cas où la transformation avait été poussée

aussi loin que possible, c'est-à-dire jusqu'à la couche musculaire, des noyaux déformés, il est vrai, mais pourtant bien reconnaissables. Je ne saurais dire si la transformation muqueuse s'étend finalement à ces restants de cellules, ou bien, si parmi ces derniers il y a quelques cellules destinées à régénérer le tissu cellulaire qui a disparu. Le fait que la transformation a lieu jusqu'au contact de la couche musculaire, est prouvé par la présence de ces réseaux externes formés par des cellules ou des parois de cellules (pl. XXVII, fig. 7). Les mailles ne renferment plus de traces de cellules, et en ces points le processus a été poussé jusqu'au bout, il ne peut aller plus loin, il a atteint la couche musculaire. Cette production de mailles régulières est-elle soumise à certaines lois, ou bien n'est-elle que le résultat purement accidentel de la transformation atteignant progressivement les derniers débris du contenu cellulaire primitif, c'est ce que j'ignore entièrement; toujours est-il que je l'ai observée non seulement chez *Sph. granularis*, mais chez les autres Échinides dont les *Péd. gemmiformes* présentaient également des glandes le long de leurs tiges.

On constate par des coupes transversales que les trois glandes ne sont pas toujours également développées, et que le degré de transformation en mucus n'est pas le même pour les trois sacs. L'une des glandes peut être très petite et renfermer beaucoup de cellules et de débris cellulaires, mais peu de substance muqueuse. Dans la deuxième glande la transformation pourra être assez avancée, et enfin dans la troisième le processus muqueux pourra avoir envahi tout le contenu glandulaire. Ailleurs les différences entre les trois glandes sont moins marquées. Il n'y a pas la moindre uniformité dans le développement relatif des trois glandes, ou pour mieux dire dans l'état de dégénérescence muqueuse que présentent ces organes. La figure 2, pl. XXVI, montre un de ces cas.

Outre *Sphærechinus granularis*, j'ai examiné dix-huit espèces d'Échinides, tant réguliers qu'irréguliers, appartenant à diverses familles, et parmi elles, j'ai trouvé trois espèces possédant des *Pédicellaires gemmiformes* pourvus de glandes dont la position,

la forme, la structure, etc., sont à peu près identiques à celles de ces glandes chez *Sph. granularis*. Ces individus n'ayant pas été préparés en vue d'une étude histologique, je n'ai pu obtenir que des coupes d'organes mal conservés, et par suite, je me trouve dans l'impossibilité de dire s'il existe quelque différence entre ces diverses glandes.

Ces trois espèces pourvues de ces organes glandulaires sont : *Toxopneustes pileolus* (Agass.), *Toxopneustes variegatus* (A. Ag.), et *Hipponoe esculenta* (A. Ag.).

J'ai constaté chez ces espèces l'existence des diverses couches signalées chez *Sph. granularis* et la transformation muqueuse avait lieu de la même façon que chez ce dernier. Les glandes des Pédicellaires de *T. pileolus* et d'*H. esculenta* m'ont bien montré le réseau périphérique. Les Pédicellaires de *T. pileolus* sont réellement gigantesques; les glandes ont plusieurs fois le volume de celles de *Sph. granularis*, le tête est énorme, et la longueur des Pédicellaires dépasse de beaucoup celle de ces mêmes organes dans l'espèce observée par Sladen. Malheureusement ces appendices n'étaient pas dans un état de conservation suffisamment convenable pour que je pusse en faire des coupes démonstratives. Toutes les sections que j'ai faites montraient des tissus altérés et par lesquels on ne pouvait rien décider.

J'ai également trouvé ces glandes chez deux espèces du genre Diadema: *Diadema setosum* (Gray) et *Diadema mexicanum* (A. Ag.); mais ici les *Pédicellaires gemmiformes* ont une forme toute spéciale et n'ont pas encore été signalés, je crois. J'examinerai ces organes de *Diadema* lorsque j'aurai décrit entièrement ceux de *Sph. granularis*.

Tête des Pédicellaires gemmiformes.

La tête des *Péd. gemmiformes* de *Sph. granularis* est, comme on le sait, composée de trois valves mobiles, contenant chacune une pièce calcaire d'une forme spéciale.

Je passerai sous silence ce qui a égard à ces parties calcaires, divers auteurs ayant donné suffisamment de détails sur ce sujet.

Chacune des valves, vue de profil, a une forme de poire dont la petite extrémité recourbée est périphérique (pl. XXVI fig. 1); vue de face, elle a un aspect différent, elle est plus ou moins ovoïde, et déjà à la loupe on distingue, après éclaircissement par le baume de Canada, une tache plus claire vers son sommet. Cette tache, en forme de cœur, semble indiquer que la valve se bifurque à son extrémité.

La dilacération montre que chacune des valves est constituée d'une membrane d'enveloppe et d'un contenu. Je ne parlerai pas des faisceaux musculaires qui relient entre elles les bases des trois valves et qui s'insèrent aux parties calcaires.

Afin de se faire une bonne idée de la structure de ces organes, il faut en faire des coupes transversales et longitudinales. Dans ce but il est indispensable de décalcifier et de colorer. J'ai employé la même méthode que pour les glandes de la tige, c'est-à-dire que j'ai décalcifié au moyen d'acide chromique, et coloré par le carmin.

Par la comparaison d'une série de coupes, on reconnaît que chaque valve est formée d'un sac à parois musculaires, enveloppé par une membrane épithéliale qui, à la base de la tête, devient commune aux trois valves, et se continue avec l'épithélium de la tige qui lui est identique.

Une coupe transversale d'une des valves donne la succession suivante de tissus :

1. Une membrane épithéliale externe.

2. Une couche granuleuse, parfois fibrillaire, avec noyaux, que je considère comme étant du tissu conjonctif.

3. La paroi propre à chaque sac glandulaire, formée par une couche de fibres musculaires.

4. Le contenu de la glande.

La membrane épithéliale enveloppante, *a*, présente les mêmes caractères que celle que l'on trouve au niveau des glandes de la tige (pl. XXVIII fig. 1). C'est du reste la même membrane qui enveloppe tout le Pédicellaire. Il est donc inutile d'en parler de nouveau. Cette membrane offre des caractères particuliers seulement en quelques points, aux endroits que P. Sladen a désignés sous le nom de « tactile cushions. » J'y reviendrai bientôt.

La couche située au-dessous de l'épithélium est formée d'une matière granuleuse ou fibrillaire, *b*. Les fibrilles sont tantôt plus ou moins parallèles, tantôt disposées de façon à former un feutrage plus ou moins serré. Ce tissu renferme un grand nombre de noyaux disposés çà et là. Il rappelle tout à fait le tissu conjonctif du pédicule. Cette couche est d'habitude d'une très faible épaisseur et ce n'est qu'en certains points qu'elle est abondante, à la partie supérieure des valves et à leur base. P. Sladen désigne ce tissu par les mots suivants (1) : « A stratum with a few distributed nerve-cells. » Je ne sais ce qui a fait croire à cet auteur qu'il s'agit ici de cellules nerveuses ; les dessins qu'il figure ne donnent aucun éclaircissement à ce sujet. Je considère cette couche comme étant de nature conjonctive ; partout où elle est abondante, entre les valves et près de leur base, par exemple, on reconnaît qu'il s'agit d'un tissu granuleux ou fibrillaire avec noyaux.

Jamais je n'ai vu ces cellules nerveuses signalées par Sladen. Qu'entend-il du reste par cette dénomination ? Sont-ce ces éléments qu'il représente dans la couche *b* de la figure 11 de la planche XIII de son travail ? Pour moi ce ne sont que des noyaux cellulaires, et son dessin l'indique également. Vers l'extrémité des valves ce tissu renferme parfois des cellules granuleuses, plus ou moins sphériques, nucléées, dont j'ignore la signification. Si ce sont là les éléments que P. Sladen appelle cellules nerveuses, il n'en fait, en tout cas, pas mention dans son texte.

Ces deux couches, tissu conjonctif et épithélium, sont communes aux trois valves. Nous arrivons maintenant à l'enveloppe musculaire (pl. XXVIII, fig. 1, *c*), constituant la paroi propre de chaque sac, qui, comme nous le verrons plus tard, est de nature glandulaire. Nous nous trouvons ici en présence d'une anatomie analogue à celle de la dilatation glandulaire de la tige. Chez cette dernière nous avons vu qu'il existait un épithélium commun et une couche conjonctive commune et que la paroi propre de

(1) *Loc. cit.*, p. 106.

chaque glande était formée par une couche musculaire. Dans les valves de la tête il en est de même.

La couche musculaire, *c*, est ici constituée par des fibres musculaires, plates, allongées, effilées aux deux extrémités, présentant çà et là des parties contractées qui, sur les Pédicellaires non décalcifiés, se montrent imprégnées d'une teinte violette. Ces fibres sont donc semblables à celles des glandes du pédicule. Ces éléments sont disposés tranversalement.

A la partie supérieure effilée de chaque valve, ce sac se divise en deux portions qui sont réunies par une couche plus ou moins épaisse de tissu conjonctif et non, comme le dit Sladen, par une mince cloison. Sur une coupe transversale (pl. XXVIII, fig. 1 et 7) on obtient les sections de ces deux parties réunies par la membrane d'enveloppe et séparées par du tissu conjonctif. Ces deux branches de division du sac se dirigent vers l'extrémité de la valve, puis se réunissent de façon à former un canal unique qui s'ouvre près de la pointe de la pièce calcaire.

P. Sladen dit à propos de cette ouverture (1): « On the upper surface of the fang the investing membrane does not lie perfectly close to the shaft; but an aperture is formed on either side, through which mucus is expelled. » Malgré tous mes essais, et en employant tous les procédés possibles, je ne suis pas arrivé à *voir* une ouverture; aucune coupe ne m'a montré un orifice et les dilacérations ne m'ont pas été plus favorables. Je suis cependant convaincu qu'il doit exister une ouverture près de la pointe calcaire; mais je ne saurais affirmer, comme Sladen, que cette ouverture est double.

Le contenu, *d*, du sac glandulaire est très variable suivant les Pédicellaires observés. Je dois dire que je n'ai jamais obtenu une tête de Pédicellaire aussi bien conservée et aussi démonstrative que les glandes de la tige à contenu nettement cellulaire. C'est surtout par comparaison avec ce que j'ai vu chez ces derniers organes, que j'ai pu me faire une idée exacte du contenu des sacs de la tête.

---

(1) *Loc. cit.*, p. 106.

Dans les cas les moins déchiffrables, celui-ci se montre constitué par une substance granuleuse, plus ou moins fibrillaire, qui, à la périphérie, au contact de la paroi musculaire, renferme des corpuscules irréguliers, homogènes, se colorant fortement par le carmin, paraissant être des noyaux et rappelant tout à fait ce que nous avons déjà vu pour les glandes de la tige (pl. XXVIII, fig. 2).

Sur d'autres coupes on observe que le contenu du sac musculaire est formé, dans ses parties les plus externes, par une couche plus ou moins épaisse de protoplasme appliquée contre la paroi musculaire (pl. XXVII, fig. 15). Dans ce protoplasme existent des noyaux sphériques ou irréguliers en nombre assez considérable, et çà et là il semble qu'il y a des restes de parois cellulaires. De cette couche irrégulière de protoplasme partent des traînées granuleuses qui se dirigent vers l'intérieur du sac, se divisent, s'anastomosent et s'entre-croisent de façon à composer une sorte de réseau granuleux. La matière qui forme ce réseau est d'aspect très variable; tantôt elle est granuleuse, tantôt légèrement fibrillaire, ailleurs formée par des corpuscules irréguliers colorés assez fortement par le carmin, comme nous le verrons plus loin; nous nous trouvons ici en présence d'un tissu cellulaire modifié par un processus analogue à celui qui entreprend le contenu des glandes de la tige de ces mêmes Pédicellaires.

P. Sladen (1) dit à propos de ce contenu : « Within this (il s'agit du sac musculaire) a widely reticulated tissue terminating in follicular gland-cells, closely aggregated and forming a layer internal to the wall of the sac, fully one third of its diameter in breadth at the median part (pl. XIII, fig. 9). »

Qu'est-ce que ce tissu largement réticulé? P. Sladen n'en dit rien. Pour résoudre cette question il est indispensable de faire des coupes de Pédicellaires de tous âges, et l'on arrive à des résultats semblables à ceux obtenus pour les glandes du pédicule lorsque l'on examine ces organes faiblement développés. On

(1) *Loc. cit.*, p. 106.

obtient par là la conviction que ce contenu est constitué par un tissu analogue à celui des glandes précédemment décrites, c'est-à-dire composé de cellules polyédriques de formes diverses, mais allongées et plus ou moins prismatiques à la périphérie. Il n'y a pas, comme le dit Sladen, des cellules seulement à la couche externe, mais tout le sac est rempli par des cellules qui, à un moment donné, subissent également une sorte de transformation muqueuse (?). L'aspect du contenu sera très différent suivant le degré de cette transformation. On rencontre des coupes où il a la forme d'un réseau régulier ou non, dans les mailles duquel se trouvent de petits noyaux déformés, accolés aux parois des espaces qui constituent ce réseau (pl. XXVIII, fig. 3). D'autres préparations sont encore plus satisfaisantes sous ce rapport, et montrent le contenu formé par un réseau à mailles polygonales bien nettes, à l'intérieur desquelles existent des noyaux appliqués contre ces restants de parois cellulaires (pl. XXVIII, fig. 6). Si la transformation est très profonde, comme c'était le cas le plus habituel pour les exemplaires que j'ai examinés, on obtient des coupes telles que celle figurée pl. XXVIII, fig. 2.

Je dois dire que je n'ai pas souvent trouvé une préparation bien démonstrative. Cela tenait à ce que, dans l'immense majorité des cas observés, le contenu des valves avait été modifié d'une façon trop accentuée.

J'ai dit précédemment que le sac de chacune des valves se bifurque à l'extrémité périphérique; il en résulte que si l'on fait une coupe transversale de ce sac à cet endroit, on trouve sur cette coupe les sections des deux branches de bifurcation de la glande (pl. XXVIII, fig. 7). Ces deux sections sont réunies par une couche de tissu conjonctif variant en épaisseur suivant le point où la coupe a été faite. A la naissance de la bifurcation ce tissu est nul ou à peu près, les deux parties du sac étant accolées l'une à l'autre.

Dans ces sections on observe parfois le contenu glandulaire mieux conservé que partout ailleurs. Et ici je dois faire une remarque sur un fait assez singulier. Souvent les deux branches

de bifurcation du sac renferment un tissu réticulé paraissant combler entièrement la cavité de ces branches, tandis que dans la base de la glande il y a une masse granuleuse dans laquelle il est à peine possible de reconnaître quelques traces de noyaux ou de parois cellulaires, si ce n'est à la périphérie. En outre cette partie inférieure du sac n'est pas entièrement remplie par cette matière granuleuse; il existe parfois un vide central assez important, qui semble indiquer qu'une partie du contenu a été évacué au dehors. Or, les parties par lesquelles peut s'écouler ce contenu, c'est-à-dire les branches de bifurcation, semblent bouchées par un tissu relativement compacte. Je ne sais comment expliquer ce fait d'une façon bien précise. Se trouve-t-on dans ce cas en présence d'une régénération du tissu glandulaire dans un sac vide depuis quelque temps, ou bien, et ceci paraît plus probable, est-ce l'alcool qui, agissant sur le contenu de la base, l'a contracté au point que celui-ci ne remplit plus toute la cavité du sac, c'est ce que je ne saurais dire. Dans la dernière hypothèse la transformation muqueuse aurait envahi la base de l'organe avant d'avoir entrepris ses parties supérieures. Je n'ai pu, faute de *Sph. granularis* frais, trancher cette question.

Les coupes de ces portions périphériques (pl. XXVIII, fig. 1) montrent le contenu formé au centre par un tissu aréolaire avec noyaux plus ou moins déformés, situés dans les mailles du réseau, et à la périphérie par une couche de cellules protoplasmiques avec noyaux à peu près intacts. On se trouve ici devant un tissu compacte constitué par des cellules polyédriques; ce tissu a subi une certaine transformation surtout incomplète dans les parties les plus éloignées du centre de la coupe.

La substance qui remplit la plus grande partie de ces glandes et qui provient de la transformation des cellules qui formaient primitivement le contenu de ces dernières, est peut-être de nature muqueuse. Elle ressemble assez bien au mucus des glandes de la tige, mais n'est pas pourvue, comme celui-ci, de ces gros corpuscules réfringents dont j'ai parlé précédemment, et qui se gonflent au contact de l'eau. La substance elle-même

n'augmente pas de volume par ce liquide, et jamais je n'ai trouvé après l'action d'une solution aqueuse, une valve brisée, comme cela arrive si fréquemment pour les glandes du pédicule. Peut-être faut-il tenir compte ici de l'influence de l'alcool; je n'ai en effet opéré que sur des *Sph. granularis* conservés dans ce liquide. Cette substance semble donc être d'une autre nature que le mucus de ces derniers organes. Elle est d'habitude granuleuse, et contient des noyaux cellulaires et des corpuscules irréguliers se colorant fortement par le carmin, et paraissant être des noyaux en voie de transformation; souvent elle possède un aspect fibrillaire dû, je pense, à une sorte de coagulation par l'alcool, en même temps qu'à la présence de restes de parois cellulaires (pl. XXVIII, fig. 8).

Je ne me suis pas trouvé dans des circonstances suffisamment favorables pour étudier ce que P. Sladen appelle « tactile cushions ». J'ai pu reconnaître que chacun d'eux est formé par un épaississement local de la membrane épithéliale. Cet épaississement est pourvu de petites papilles probablement terminées par des soies nerveuses; il contient un grand nombre de noyaux et paraît riche en fibres. Au-dessous de lui se trouve une masse granuleuse et fibrillaire à laquelle aboutissent des faisceaux de fibrilles que l'on doit, selon toute apparence, considérer comme des fibres nerveuses. Ces faisceaux peuvent être suivis plus ou moins loin jusqu'à la base de la tête.

Les têtes des *Péd. gemmiformes* de *Toxopneustes pileolus*, *Hipponoe esculenta*, *Strongylocentrotus lividus*, *Echinus microtuberculatus* et *Toxopneustes variegatus*, m'ont montré la même structure fondamentale que celles des mêmes Pédicellaires de *Sph. granularis*, et le contenu, quand il est entièrement muqueux, peut parfois être plus ou moins fragmenté, ce qui est dû, sans doute, à l'action de l'alcool.

Certains Échinides ne possèdent pas de glandes sur la tige de leurs *Péd. gemmiformes*, mais présentent à la base de la tête de ces derniers un organe qui est probablement l'homologue des glandes de la tige, ainsi que le pense P. Sladen.

Cet auteur (1) a observé cet organe chez *Echinus melo*, sous forme d'une cavité de laquelle semble partir un conduit arrivant jusqu'à la griffe calcaire. « Within this expansion there is seen to occur immediately below the gland-sac of the valve an irregular, more or less coarsely cellular cavity or space, which is filled with mucous matter (pl. XIII, fig. 13, *x*), and from which there appears to be an opening leading on the inner surface of the calcareous axis of the valve-frame, by which means the mucus is probably conducted on to the under (?) side of the fang (pl. XIII, fig. 13). » Je crois que ce conduit n'existe pas. Il est en effet peu probable, si cet organe est, comme il semble, homologue des glandes de la tige, qu'il s'ouvre près de la griffe. Je crois, au contraire, que l'ouverture doit se trouver à la face latérale, comme cela a lieu pour les sacs de la tige. Je n'ai pu vérifier les données de Sladen sur *Echinus melo,* n'ayant pas eu cette espèce à ma disposition. Mais j'ai trouvé cet organe chez *Echinometra subangularis* (Desml.); je n'ai vu à la coupe longitudinale qu'une cavité close, à parois formées comme celles des glandes de *Sph. granularis*, et à contenu identique à celui de ces dernières; c'est-à-dire qu'au centre il y avait une substance muqueuse (?) granuleuse et à la périphérie des restants de cellules, pour autant que j'ai pu m'en assurer sur les mauvais exemplaires qui se trouvaient à ma disposition. Les valves de la tête renfermaient chez cette espèce une matière différente de ce mucus (?) et semblable au contenu des sacs céphaliques chez *Sph. granularis.* Je n'ai pu voir s'il y avait une ou trois cavités à la base de la tête, et je n'ai pas trouvé d'orifice; je présume que celui-ci doit se trouver à la face externe de l'organe.

J'ai dit précédemment que les *Péd. gemmiformes* de *Diadema setosum* et *D. mexicanum* présentent aussi des glandes semblables à celles qui existent chez *Sph. granularis.* Ces glandes

(1) *Loc. cit.*, p. 110.

se trouvent chez ces deux espèces sur des Pédicellaires qui possèdent une forme particulière et qui n'ont pas encore été signalés.

Perrier (1), dans son travail sur les Pédicellaires dit que *Diadema Savignyi* (Michelin) possède une seule espèce, et *Diadema turcarum* (Rumphius) deux espèces de Pédicellaires pourvus de tête à trois valves mobiles. Or *D. Savignyi* et *D. turcarum* forment une seule et même espèce, le *Diadema setosum* (Gray) (2), qui donc pour Perrier n'aurait que deux sortes de Pédicellaires. J'ai trouvé que cette espèce de Diadema possède une troisième sorte de Pédicellaires munis de glandes et dépourvus de tête formée de valves articulées (pl. XXVIII, fig. 9).

Ces organes existent aux parties supérieure et latérales du test. Ils se présentent sous l'aspect de petites tigelles articulées au test par une base étroite : ils ont une longueur d'environ deux millimètres, et sont arrondis à leur extrémité périphérique. Ils ont une forme de massue, et je crois que l'on peut les désigner sous le nom de *Pédicellaires claviformes*.

Dans chacun de ces appendices on distingue deux parties, une partie périphérique, longue, épaisse, le corps du Pédicellaire (*e*), et une partie centrale, courte, mince, le pédicule (*f*).

Si l'on examine à la loupe un de ces organes, on voit à sa surface trois sillons longitudinaux (*s*) qui partent de la base du corps, et qui arrivés vers le tiers supérieur de ce dernier, se divisent en deux branches s'écartant l'une de l'autre sous un angle aigu. Les branches de bifurcation droite et gauche de deux sillons voisins vont à la rencontre l'une de l'autre et aboutissent à un petit orifice (*o*) situé à une certaine distance du pôle supérieure du Pédicellaire. Dans chacun des angles formés par la division des sillons précités, se trouvent deux petits corps (*k*) plus ou moins allongés, ovalaires ou irréguliers, séparés par un sillon

---

(1) E. Perrier, *Recherches sur les Pédicellaires et les Ambulacres des Astéries et des Oursins*. Thèse, 314. Fac. Sc. Paris, 1869, p. 135.

(2) Agassiz, *Revision of the Echini*, Ill. Cat. of Mus. Comp. zool. Harv. Coll. n° VII, p. 103.

s'atténuant vers l'extrémité périphérique et constituant à eux seuls cette extrémité du Pédicellaire.

Afin de reconnaître quelle est la structure exacte de ces appendices, il faut en faire des coupes longitudinales et transversales, après décalcification par l'acide chromique et coloration par le carmin. En comparant une série de coupes on constate que la plus grande partie de l'organe est formée par trois glandes (*g*) accolées et entourant la baguette calcaire centrale. Les trois sillons longitudinaux sont les lignes de séparation de ces glandes. Ces dernières se rétrécissent vers la périphérie et s'ouvrent à l'extérieur par un petit orifice (*o*) situé à l'extrémité supérieure de leur ligne médiane. Dans cette partie les glandes ne sont plus accolées comme précédemment; elles ont diminué de volume, et cette diminution a eu lieu aux dépens de la partie de ces glandes située contre la tige calcaire et a donné naissance à un espace qui est rempli par ce que je considère comme l'homologue de la tête des *Péd. gemmiformes* chez les autres Échinides. On trouve ici six cavités disposées par paire entre les trois glandes, de telle façon que lorsque ces parties sont également développées, on obtient à la coupe transversale, faite, par exemple, au niveau *x*, neuf logettes : trois sont les glandes, et six représentent la tête. Tout à fait à l'extrémité, ces six sacs me paraissent se fusionner deux par deux, de manière à donner naissance à trois cavités. Ces chambres, ou sacs, diminuent de volume, à mesure qu'on les considère plus près de la base du Pédicellaire, et, arrivées près du tiers moyen ou du deuxième quart de la longueur de dernier, elles disparaissent et les glandes ne sont plus séparées par elles. Ce sont ces chambres qui constituent ces petits corps (*k*) que l'on voit situés par paire entre les bifurcations des trois sillons du Pédicellaire.

Les trois glandes présentent une structure analogue à celle que montrent les glandes de la tige des *Péd. gemmiformes* de *Sph. granularis*. Ici aussi on trouve chacun de ces organes formé par une paroi musculaire propre et par un contenu muqueux, et les trois sacs sont enveloppés et réunis ensemble par une couche de tissu conjonctif et une membrane épithéliale commune.

Ces Pédicellaires de *D. setosum* n'étaient pas bien conservés; mais je suis convaincu, d'après ce que j'ai vu, qu'il n'existe pas la plus petite différence fondamentale entre leurs glandes et celles de *Sph. granularis.*

J'ai observé que le contenu renferme des corpuscules tout à fait semblables aux gros corpuscules réfringents des glandes de cette dernière espèce.

Je considère les six logettes périphériques des *Pédicellaires claviformes* de *Diadema setosum* comme homologues de la tête des *Péd. gemmiformes*, à cause de leur position plus excentrique que celles des trois glandes, de leur nombre (il y a six sacs représentant les six bifurcations des parties supérieures des valves chez les Pédicellaires précédemment étudiés), de leur structure qui les montre formées d'une paroi et d'un contenu semblables à ceux de ces valves, et enfin de leur position alterne avec les trois glandes, position alterne identique à celle des valves de la tête des *Péd. gemmiformes* de *Sph. granularis* relativement aux glandes de la tige.

Je n'ai pas vu d'orifice à ces cavités.

La baguette calcaire qui occupe le centre du Pédicellaire s'arrête à une certaine distance de l'extrémité périphérique de l'organe, tout comme chez *Sph. granularis* elle s'arrête à la base de la tête. J'ignore le point précis où se termine cette tige chez *D. setosum.*

Je n'ai pas trouvé, chez cette espèce, des pièces calcaires représentant les trois corps calcaires des valves de la tête chez les autres Échinides. Peut-être existent-ils. Je n'ai pas eu à ma disposition un matériel convenable pour cette recherche.

Une autre espèce, *Diadema mexicanum*, possède des Pédicellaires claviformes semblables à ceux de *D. setosum.* Malheureusement, l'individu sur lequel je les ai rencontrés se trouvait dans un état de conservation tel que je n'ai pu observer aucun nouveau détail relativement à leur histologie.

Chez *Sph. granularis*, *Tox. pileolus*, etc., les glandes de la tige et la tête ont un égal développement. Chez *Echinus melo* et *Echinometra subangularis*, les glandes sont rudimentaires, la

tête étant fortement développée. Chez les deux espèces citées du genre *Diadema*, nous nous trouvons en présence d'un cas tout à fait inverse; ici les glandes prennent un très grand développement, et la tête est dans un état rudimentaire analogue à celui des glandes de la tige chez *E. melo* et *Ech. subangularis*.

Il me reste à parler de la fonction de ces *Pédicellaires gemmiformes* et *claviformes*. Comme ces deux espèces d'organes sont probablement homologues, qu'ils ont sans doute la même fonction, il conviendrait peut-être de les désigner sous un même nom, par exemple sous celui de *Pédicellaires glandifères* rappelant la fonction dévolue à la tête et aux glandes que ces appendices peuvent présenter sur leur tige. Quant aux fonctions que doivent remplir ces Pédicellaires, je dois pour le moment me ranger à l'avis de P. Sladen, n'ayant pas observé ces organes à l'état vivant. Cet auteur (1) dit : « It has previously been remarked that a *Sphærechinus granularis*, when placed in fresh water, throws out a glairy mucous matter that envelops the test. » Cette sécrétion abondante de mucus est-elle réelle, ou bien n'est-elle que le résultat de l'action même de l'eau sur le contenu des glandes de la tige de ces Pédicellaires? Nous savons en effet que l'eau douce gonfle ce contenu fortement, même sur les échantillons conservés depuis des mois dans l'alcool, et que ce gonflement amène d'habitude la déchirure des sacs glandulaires. Il pourrait bien se faire que l'excrétion abondante de mucus fût due à cette action de l'eau sur le contenu des glandes, et ne soit pas, comme le dit P. Sladen (2), un phénomène produit par la volonté de l'animal : « The reason of the discharge is evidently an attempt on the part of the animal to free itself from unpleasant surroundings. » Pour s'assurer de la chose, il faut voir si les glandes restent intactes ou se brisent. Il est évident que, si c'est le dernier cas qui se présente, il est peu probable que l'animal ait expulsé brusquement une quantité de mucus telle que ses sacs glandulaires se soient déchirés.

---

(1) *Loc. cit.*, p. 108.
(2) *Loc. cit.*, p. 108.

RÉSUMÉ.

Les *Pédicellaires gemmiformes* de *Sphœrechinus granularis* possèdent à une certaine hauteur sur leur tige, trois sacs glandulaires, plus ou moins ovoïdes, entourés par la membrane épithéliale commune qui recouvre tout le Pédicellaire. Ces glandes s'ouvrent à l'extérieur par un orifice situé à leur extrémité supérieure; elles sont alternes avec les valves de la tête de ces Pédicellaires. Ces organes glandulaires sont plus ou moins développés et le développement n'est pas toujours le même pour chacun d'eux.

Si l'on fait une coupe transversale du Pédicellaire au niveau de ces glandes, après avoir décalcifié par l'acide chromique et coloré par le carmin, on trouve la série suivante de tissus.

A l'extérieur la coupe montre un épithelium particulier possédant un grand nombre de corpuscules pigmentaires; cet épithélium présente des angles rentrants entre les trois glandes. En dessous de cette couche se trouve du tissu conjonctif fibrillaire plus ou moins abondant, qui sépare et réunit les sacs glandulaires proprement dits. Ceux-ci sont formés extérieurement par une couche de fibres musculaires transversales plates, allongées, pourvues d'un noyau ovalaire, aplati. Ces fibres à la partie supérieure de la glande deviennent concentriques à l'orifice de cette dernière. Le contenu du sac glandulaire est excessivement variable suivant les Pédicellaires que l'on examine.

Dans la plupart des cas ce contenu est formé par une matière granuleuse, de nature muqueuse sans doute, renfermant des corpuscules réfringents qui se gonflent par l'eau ou les solutions aqueuses et qui sont probablement des noyaux modifiés. Parfois cette substance a un aspect filamenteux dû, je crois, à une sorte de coagulation par l'alcool. Elle se gonfle elle-même très fortement au contact de l'eau et de certaines solutions aqueuses telles que celles d'hématoxyline, de carmin, d'acide chromique, etc.; l'eau de mer, contenant beaucoup de sel, ne doit pas la modifier. Cette augmentation de volume, lorsqu'elle se produit sur un Pédicel-

laire intact, a pour effet de faire éclater les sacs glandulaires et le mucus gonflé se répand autour d'eux à la façon d'un nuage. Si l'on fait agir ensuite l'alcool, celui-ci rétractera cette substance. A la périphérie le contenu présente, accolés à la couche musculaire, des corpuscules qui se colorent fortement par le carmin et qui s'indiquent comme des restes de noyaux cellulaires.

Sur d'autres coupes transversales le contenu est au centre formé par cette même substance muqueuse, mais à la périphérie on trouve des noyaux cellulaires entourés de protoplasme et çà et là des débris de parois cellulaires.

Certaines coupes font voir ce contenu constitué à peu près uniquement par du protoplasme renfermant des noyaux et des parois cellulaires plus ou moins intactes. Ailleurs on trouve des cellules entières bien délimitées, situées surtout à la périphérie. Les coupes longitudinales de glandes qui ne se gonflent pas par l'eau sont très démonstratives; elles montrent le fond et les parois de chacun des sacs tapissés par une couche protoplasmique contenant des noyaux et des restes de parois cellulaires, en quantité d'autant plus abondante qu'on s'éloigne de l'ouverture et du centre de la glande.

On doit comprendre les faits de la façon suivante : ces sacs glandulaires sont primitivement remplis par un tissu constitué par des cellules polyédriques formant une masse compacte. Ces cellules, à un moment donné, se transforment en mucus, et cette transformation part de l'orifice pour gagner peu à peu le fond et les parois de l'organe. Ce processus se poursuit jusqu'à ce que les cellules tout à fait externes, celles qui sont appliquées contre la couche musculaire, soient également plus ou moins entreprises.

Lorsqu'on examine une préparation d'une glande se gonflant par l'eau, et montrant la couche externe du contenu étalée sur le porte-objet, on voit cette couche formée par un réseau à mailles plus ou moins arrondies; les travées de ce réseau sont constituées par de petits polygones qui ne sont que des restes de cellules dans lesquels existent souvent des noyaux et du protoplasme plus ou moins altérés.

J'ai trouvé ces glandes sur la tige des *Péd. gemmiformes* de *Toxopneustes pileolus* (Agass.), de *Toxopneustes variegatus* (A. Ag.), et de *Hipponoe esculenta* (A. Ag.).

La tête des *Péd. gemmiformes* de *Sphœrechinus granularis* est constituée par trois valves qui présentent la structure suivante. Je fais ici abstraction des parties calcaires et des faisceaux musculaires puissants qui relient entre elles ces trois portions de la tête. Chaque valve est piriforme vue de profil, et ovoïde vue de face; elle est formée extérieurement par une membrane d'enveloppe. Celle-ci n'est que l'épithélium qui entoure tout le Pédicellaire et qui à la base de la tête se continue avec l'épithélium de la tige. En dessous de cette membrane se trouve une couche de tissu conjonctif granuleux ou fibrillaire, généralement assez mince, mais abondante entre les valves et à la partie supérieure de chacune d'elles. Sous ce tissu conjonctif existe un sac glandulaire qui est double à la partie supérieure, les deux parties étant séparées par du tissu conjonctif. Tout à fait à l'extrémité périphérique ces deux branches se réunissent en un canal unique. Ce sac glandulaire est formé par des fibres musculaires plates, longues, disposées transversalement. Le contenu de ce sac se montre de nature glandulaire; habituellement il est constitué par une matière granuleuse, plus ou moins filamenteuse, à la périphérie de laquelle existent des noyaux et des débris de cellules.

Ici aussi l'on arrive à cette conclusion que ce contenu est composé primitivement d'un tissu cellulaire compacte, qui se change en une substance muqueuse (?) à un certain moment. Ce mucus, dû à la transformation des cellules et non à la sécrétion de ces dernières, est expulsé au dehors par un orifice qui doit se trouver près de l'extrémité supérieure de chacune des valves.

Certains Échinides, tels qu'*Echinus melo* et *Echinometra subangularis*, possèdent à la base de la tête de ces Pédicellaires des organes qui sont très probablement homologues des glandes de la tige chez *Sph. granularis*.

Deux espèces de Diadema, *D. setosum* et *D. mexicanum* présentent des Pédicellaires particuliers qui n'ont pas encore été signalés. Ceux-ci, d'une longueur d'environ 2 millimètres,

ont une forme de massue, et se terminent à la partie inférieure par un mince pédicule très court. Ils renferment trois glandes volumineuses, allongées, pourvues d'un orifice à leur extrémité supérieure rétrécie, et formant presque tout le Pédicellaire. Ces glandes qui, à la partie inférieure de cet appendice, sont accolées l'une à l'autre, de façon à occuper sur une coupe transversale, chacune un tiers de l'étendue de cette coupe, diminuent de volume à la partie supérieure, et en ce point elles sont séparées par six cavités closes (?) plus ou moins allongées, disposées par paire. Je considère l'ensemble de ces cavités comme étant l'homologue de la tête des *Péd. gemmiformes* de *Sph. granularis.*

Les trois glandes renferment un contenu que je regarde comme semblable à celui des glandes de la tige chez *Sph. granularis.* Quant aux six logettes qui représentent la tête, elles sont remplies d'une matière qui a beaucoup d'analogie avec celle que contiennent les sacs glandulaires des valves de la tête chez ce dernier Échinide.

Bien que je n'aie eu à ma disposition, en fait de *Diadema,* qu'un matériel tout à fait impropre pour des recherches histologiques précises, je suis convaincu que nous nous trouvons ici en présence de glandes identiques à celles de *Sph. granularis* et auxquelles sont dévolues les mêmes fonctions.

Je ne puis rien dire de nouveau relativement aux fonctions de ces organes, n'ayant travaillé que sur des Échinides conservés dans l'alcool, et ayant limité mes recherches à l'histologie des glandes de la tête et de la tige de ces Pédicellaires.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Sauf indications contraires, les figures ont été dessinées avec Ocul. 2. obj. 8. Hart.

Planche XXVI.

Sphaerechinus granularis.

Fig. 1. *Pédicellaire gemmiforme* de *Sph. granularis*, entier, dessiné à la chambre claire. Ocul. 2, obj. 1. Hart. Longueur totale 5,5 millimètres. *t*, tête du Pédicellaire; *l*, dilatation de la tige renfermant les trois glandes *g*; *o*, orifice de ces dernières.

Fig. 2. Coupe transversale faite au niveau des trois glandes. On voit sur cette coupe que ces organes possèdent un contenu différent. *a*, épithélium superficiel; *b*, tissu conjonctif; *c*, couche musculaire; *d*, contenu. Au centre de la coupe on voit les restes de la baguette calcaire centrale. Ac. chrom. Carmin. Ocul. 2, obj. 4. Hart. Ch. Cl.

Pour toutes les figures des glandes de la tige de *Sph. granularis*, les mêmes lettres représentent les mêmes éléments.

Fig. 3. Membrane superficielle, prise au niveau des glandes et vue de face ; *n*, noyaux; à côté d'eux les grosses granulations foncées sont les corpuscules pigmentaires, *p*. Ac. chromique; Hématoxyline.

Fig. 4. Membrane superficielle de la partie inférieure de la dilatation glandulaire, vue en coupe longitudinale. Ac. chrom. Carmin. Ocul. 2, obj. 9. Hart.

Fig. 5. Corpuscules calcaires de l'épithélium. Baume de Canada.

Fig. 6. Amas de corpuscules brillants situé dans la couche conjonctive.

Fig. 7. Cellule pigmentaire de l'épithélium, chez un jeune exemplaire de *Sph. granularis* ayant environ un demi-centimètre de diamètre; *n*, noyau; cette cellule est violette. Glycérine.

Fig. 8. Idem.

Fig. 9. Idem.

Fig. 10. Fibres musculaires des glandes de la tige, vues de face; *n*, noyaux.

Fig. 11. Portion contractée d'une fibre musculaire d'une glande de la tige. La partie striée est incolore. La partie homogène et ombrée est colorée, surtout au point *z*; Ac. chrom. Carmin. Ocul. 2, obj. 10, im. Hart.

Fig. 12. Idem, seulement ici la partie contractée montre à ses deux extrémités une portion striée. Ac. chrom. Carmin.

Fig. 13. Orifice d'une des glandes de la tige, vu de face. Diamètre de cet orifice 0,04 millimètre. Ac. chrom. Hémat.

Fig. 14. Fibre musculaire d'un sac glandulaire, isolée, vue de profil; *n*, noyau; longueur totale de la fibre 0,3 millimètre. Ac. chrom. Hémat.

Planche XXVII.

Sphaerechinus granularis.

Fig. 1 Mucus d'une glande de la tige, non décalcifiée, non colorée, examinée dans le baume de Canada. Ici les corpuscules réfringents sont plus ou moins sphériques. La substance est légèrement striée.

Fig. 2. Un corpuscule réfringent du mucus traité par par la solution aqueuse de Carmin; α, β, γ, δ, phases successives par lesquelles passe cet élément; δ, les contours sont à peine visibles. Ocul. 3, obj. 7. Hart.

Fig. 3. Plusieurs de ces corpuscules réfringents du mucus d'une glande non décalcifiée, non colorée; baume de Canada. Ils sont plus ou moins homogènes et fusiformes pour la plupart.

Fig. 4. Portion agrandie de la partie *y*, de la figure 2 de la planche XXVI. Mêmes lettres que précédemment. L'une des glandes, celle de droite ne renferme que du mucus, et quelques corpuscules irréguliers à la périphérie; l'autre, celle de gauche, possède des cellules plus ou moins intactes. Ac. chrom. Carmin.

Fig. 5. Réseau superficiel formé par des cellules assez bien conservées. Ac chrom. Carmin.

Fig. 6. Portion d'une coupe transversale d'une glande de la tige. A la périphérie du contenu se trouvent des corpuscules irréguliers entourés d'une quantité minime de protoplasme, passant au mucus proprement dit *m*. Ac. chrom. Carmin.

Fig. 7. Réseau superficiel formé par des restes de parois cellulaires dans lesquels on ne trouve que çà et là des débris de noyaux. Les mailles sont remplies par du mucus. Ac. chrom. Carmin.

Fig. 8. Portion d'une coupe transversale d'une glande. Noyaux périphériques bien reconnaissables entourés d'un protoplasme assez abondant et plus ou moins délimité autour de chacun d'eux. Ac. chrom. Carmin.

Fig. 9. Portion d'une coupe transversale d'une glande. Noyaux périphériques plus ou moins sphériques, enveloppés de beaucoup de protoplasme; plus au centre substance granuleuse avec noyaux déformés et débris de parois cellulaires. Ac. chrom. Carmin.

Fig. 10. Portion d'une coupe longitudinale d'une glande. Noyaux périphériques sphériques. Protoplasme très abondant avec restes de parois cellulaires, passant au mucus. Passage des noyaux aux corpuscules réfringents du mucus (?). Ac chrom. Carmin.

Fig. 11. Portion d'une coupe transversale d'une glande. Les cellules périphériques, prismatiques, sont à peu à près intactes; quelques-unes le sont tout à fait. Les cellules plus centrales sont polyédriques. Acide chrom. Carmin.

Fig. 12. Portion d'une coupe transversale d'une glande montrant les limites des

cellules qui composent le contenu de cet organe. Noyaux plus ou moins altérés par la transformation muqueuse. Ac. chrom. Carmin.

Fig. 13. Idem. Cellules polyédriques entreprises en partie par le processus muqueux. Ac. chrom. Carmin.

Fig. 14. Cellule périphérique intacte, vue de face. Ac. chrom. Carmin.

Fig. 15. Portion d'une coupe transversale d'une valve de la tête de *Péd. gemmiforme*, faite au milieu de l'organe ; *c*, couche musculaire ; *d*, contenu ; à la périphérie protoplasme avec noyaux plus ou moins intacts, passant à une substance granuleuse irrégulière remplissant presque tout le sac glandulaire. Ac. chrom. Carmin.

Planche XXVIII.

Sphaerechinus granularis.

Fig. 1. Portion d'une coupe transversale de la partie supérieure d'une valve de la tête de *Péd. gemmiforme* ; *a*, épithélium ; *b*, tissu conjonctif ; *c*, couche musculaire ; *d*, contenu de la glande. Ce contenu est formé par un réseau dans les mailles duquel sont des noyaux plus ou moins déformés. A la périphérie les cellules sont mieux conservées et plus protoplasmiques. C'est la partie gauche agrandie de la figure 7, pl. XXVIII. Les mêmes lettres représentent les mêmes éléments pour les diverses figures des valves de la tête. Ac. chrom. Carmin.

Fig. 2. Portion d'une coupe transversale d'une valve de la tête ; *n*, noyaux déformés ; *d*, contenu constitué par une substance granuleuse et fibrillaire. Ac. chrom. Carmin.

Fig. 3. Fragment du contenu d'une valve de la tête ; coupe transversale d'un Pédicellaire pris sur un jeune exemplaire de *Sphœr. granularis* (3 centimètres de diamètre) ; *n*, noyaux déformés. Le contenu est représenté par des restes de parois cellulaires formant un réseau irrégulier. Ac. chrom. Carmin.

Fig. 4. Coupe longit. d'une glande de la tige ; *o*, orifice. Le fond et les parois latérales du sac sont tapissés par une couche de protoplasme, avec noyaux et débris de parois, d'autant plus abondant qu'on s'écarte de l'orifice. Le centre est occupé par du mucus, *m*. A la périphérie quelques cellules complètes La moitié gauche du dessin est inachevée ; elle est identique à la moitié droite. Ac. chrom. Carmin. Ocul. 2, obj. 5. Hart.

Fig. 5. Portion de cette coupe vue à un plus fort grossissement. Ocul 2, obj. 8. et montrant les passages du protoplasme au mucus, *m*.

Fig. 6. Portion du contenu d'une valve de la tête ; coupe transversale d'un Pédicellaire sessile. Ce contenu est formé par un réseau bien régulier de restes de parois cellulaires ; à l'intérieur des mailles des noyaux, *n*, déformés. Ac. chrom. Carmin.

Fig. 7. Coupe transversale de la partie supérieure d'une valve de la tête. Section des deux branches de bifurcation du sac réunies par du tissu conjonctif. Mêmes lettres que précédemment. Ac. chrom. Carmin. Ocul. 2, obj. 5. Ch. Cl.

Fig. 8. Mucus des sacs glandulaires des valves de la tête; il a ici un aspect filamenteux. Noyaux *n*, déformés ou non. Ac. chrom. Carmin.

Diadema setosum.

Fig. 9. Pédicellaire *claviforme* de *D. setosum*, grossi 30 fois; *e*, corps du Pédicellaire; *f*, pédicule; *g*, les trois glandes; *s*, sillons qui les séparent; *o*, orifice de ces glandes; *k*, les six logettes constituant par leur ensemble l'homologue de la tête des *Péd. gemmiformes* de *Sph. granularis*. Ces logettes sont disposées par paire entre les extrémités supérieures, rétrécies des glandes ; elles sont séparées par des sillons et paraissent confondues deux par deux à leur sommet.

Fig. 10. Idem. Coupe transversale faite au milieu de la longueur du Pédicellaire, pour montrer la forme de celui-ci à la section transversale.

RECHERCHES SUR LA STRUCTURE

ET LE

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL REPRODUCTEUR FEMELLE DES TÉLÉOSTÉENS;

PAR

Jules MAC LEOD,

Docteur en sciences naturelles, préparateur à l'Université de Gand.

Travail commencé à la station zoologique de Naples et achevé au laboratoire d'histologie de l'Université de Gand.

INTRODUCTION.

L'appareil reproducteur femelle des Téléostéens a déjà été l'objet d'un grand nombre de travaux. Nous possédons, au sujet de la forme extérieure et de la position des ovaires, de leur structure interne si variable, de la disposition des conduits évacuateurs des œufs, etc., des données nombreuses. Dans ces derniers temps, plusieurs auteurs ont éclairci la plupart des points relatifs à la structure histologique de ces organes ; mais le côté embryologique de la question a été presque complètement négligé; on ne possède que quelques observations très restreintes et incomplètes à ce sujet.

En entreprenant les recherches que nous publions aujourd'hui, nous avons eu surtout pour but de combler cette lacune. Nous avons été conduit à nous occuper également de la structure des organes adultes, et nous avons trouvé çà et là quelques détails non encore signalés jusqu'à présent.

Nous n'avons pas la prétention de donner ici une bibliographie de la question. Il ne sera cependant pas inutile de faire précéder l'exposé de nos propres recherches de l'indication des principaux travaux publiés précédemment.

Dès la fin du siècle dernier, nous trouvons dans les recherches de *Cavolini* (1) (*) quelques données sur la forme, les rapports et la vascularisation des organes qui nous occupent. A ces travaux, remarquables pour leur époque, succèdent les incomparables recherches de *Rathke* (2), qu'aujourd'hui encore l'on consulte avec fruit. Cet auteur nous donne des descriptions devenues classiques de l'appareil génital d'une foule de poissons; nous lui devons encore la description du canal déférent du testicule et la découverte du canal ovarique.

Les publications de Rathke sont suivies de quelques travaux moins importants, mais renfermant encore des données intéressantes. *Treviranus* (3), *Cuvier* et *Valenciennes* (4), *Johan Müller* (5), *Prévost* (6) viennent enrichir nos connaissances en apportant chacun quelque fait nouveau.

C. Vogt (7) nous fournit une description de l'appareil reproducteur du Saumon qui renferme plusieurs points intéressants et inconnus avant lui.

Nous ne citerons ici que pour mémoire les publications de *Owen* (8) et de *Cuvier* (9) qui ne font guère progresser la question.

Hyrtl (10) a étendu ses observations à un grand nombre d'espèces; c'est l'auteur qui, avec Rathke, a contribué le plus à augmenter la somme de nos connaissances sur l'appareil génital des poissons.

Pour suivre l'ordre chronologique il nous faut citer à présent *Costa* (11), qui eut l'occasion d'examiner un certain nombre de formes rares; *Lereboullet* (12); *Siebold et Stannius* (13), dont le *Traité d'anatomie comparée* renferme une révision des travaux antérieurs, et enfin *Martin St-Ange* (14).

(*) Les numéros placés entre parenthèses à côte des noms d'auteur renvoient à une liste placée à la fin de ce travail.

Les travaux de *Leydig* (16), *Vogt* et *Pappenheim* (17), *Waldeyer* (18) et *His* (19), renferment de nombreuses données qui sont surtout du domaine de l'histologie. Nous aurons à revenir plus loin sur les recherches de ces auteurs.

Dufossé (15) décrivit pour la première fois d'une manière exacte et détaillée l'appareil reproducteur hermaphrodite des Serrans.

Les derniers travaux publiés sur la question sont ceux de *Brock* (21*a* et 21*b*).

Dans un premier travail, l'auteur nous communique les résultats qui lui ont été fournis par l'étude d'un très grand nombre de formes différentes (cinquante-sept espèces, se répartissant entre quarante-quatre genres différents). Il propose une classification des diverses formes d'ovaire connues jusqu'ici (voir plus loin). Il s'occupe également des enveloppes de l'œuf, de la composition de la paroi du follicule, de l'épithélium germinatif, de l'ovogenèse, de la structure du pondoir chez le *Rhodeus amarus* et le *Serranus hepatus*, enfin de l'hermaphrodisme et des glandes hermaphrodites chez les *Serranus*, le *Chrysophrys aurata*, etc.

Le second travail de Brock est plus particulièrement consacré à l'étude de l'appareil reproducteur des Murénoïdes. Il examine les organes femelles chez *Muraena helena*, *Ophichtys serpens*, *Myrus vulgaris*, *Anguilla vulgaris*, etc. Cet ouvrage contient une partie générale des plus intéressantes, sur laquelle nous aurons à revenir plus loin.

Dans le présent travail nous nous occuperons d'abord de la structure de l'appareil femelle des Téléostéens à l'état adulte. Nous passerons en revue les diverses formes d'ovaire qui ont été décrites jusqu'ici, et nous examinerons les rapports entre la glande et ses voies d'évacuation. Dans le premier chapitre, nous n'aurons que peu de données nouvelles à enregistrer ; ce n'est que dans quelques cas relativement rares que nous pourrons ajouter quelque chose aux travaux si nombreux des auteurs qui nous ont précédé.

Dans un second chapitre, nous ferons l'exposé de nos

recherches embryogéniques : nous avons pu suivre le développement des glandes génitales depuis leur origine jusqu'au moment où leur forme définitive se trouve ébauchée.

Nous terminerons enfin par quelques considérations générales. Nous passerons en revue les diverses manières de voir qui ont été exprimées jusqu'ici au sujet de l'interprétation des organes qui nous occupent, et nous examinerons comment nos propres observations peuvent servir à confirmer ou à infirmer les idées précédemment émises.

CHAPITRE PREMIER.

DE LA STRUCTURE DE L'APPAREIL REPRODUCTEUR DES TÉLÉOSTÉENS CHEZ L'ADULTE.

L'appareil reproducteur femelle des poissons osseux offre une très grande variété de forme et de structure, mais tous les états sous lesquels il se présente, quoique différents par les détails, peuvent se rattacher aisément à deux formes fondamentales.

I. — La première forme, celle que nous considérons avec Brock, Gegenbaur et Bridge (22), et contrairement à l'opinion de Balfour (*) et de Waldeyer (18) comme représentant l'état le plus inférieur, se rencontre chez les Salmonides et les Murénoïdes. Chez l'Anguille, par exemple, chaque ovaire est formé d'une bandelette suspendue dans la cavité péritonéale, à côté de la colonne vertébrale. La face interne de cette bandelette, celle qui est tournée du côté de la ligne médiane est lisse, recouverte d'un endothélium, et ne présente pas de trace d'épithélium germinatif. Cette face a reçu le nom de *face vasculaire* (*Blutgefässseite*). La face externe est couverte de lamelles qui portent à leur

(*) Balfour, *loc. cit.*, p. 580 (22).

surface un épithélium sexuel, et renferment les ovules dans leur épaisseur. C'est la *face germinative* (*Keimseite*) (*).

Il n'existe pas d'oviducte proprement dit. Les œufs mûrs tombent dans la cavité abdominale et sont conduits au dehors par un *pore* spécial, situé entre l'anus en avant et l'orifice urinaire en arrière.

L'appareil femelle des autres Murénoïdes et des Salmonides diffère de celui des Anguilles par quelques caractères secondaires, tels que le développement variable et même l'absence totale de lamelles sur la face germinative, etc.

Mais chez tous, « les ovaires sont deux lames suspendues à la face dorsale de la cavité du corps, possédant une face médiale vasculaire et une face externe germinative, et dépourvues de canaux excréteurs. Les œufs sont évacués par un pore péritonéal situé comme il a été dit. »

II. — La seconde forme se rencontre chez tous les autres poissons osseux. Les ovaires occupent ici la même position que dans le premier type. Ils sont en effet situés dans la cavité abdominale, et suspendus de chaque côté du mésentère; mais au lieu d'avoir la forme de lames ou de bandelettes, ils ont, au contraire, celle de tubes creux. La face externe de la paroi de ces tubes est recouverte d'un endothélium; nous pouvons la comparer avec Brock (sous certaines réserves cependant) à la face vasculaire de l'ovaire de l'Anguille. La face interne porte, au contraire, l'épithélium germinatif, mais celui-ci ainsi que les ovules qui en dérivent présentent la distribution la plus variée (voir plus loin). Cette face peut être comparée à la face externe ou germinative de l'ovaire de l'Anguille.

Le tube qui constitue l'ovaire se rétrécit considérablement en arrière, il finit par constituer un canal évacuateur, un oviducte.

(*) Nous ne pouvons mieux faire comprendre l'aspect de cet organe qu'en rappelant l'expression de Rathke (*Archiv für Naturgesch.* 1838, p. 299) qui compare l'ovaire de l'anguille à une fraise. Pour plus de détails destinés à compléter la description purement schématique que nous donnons ici, voir *Rathke* et *Brock* (21 *b*).

L'oviducte droit et l'oviducte gauche se réunissent d'ordinaire sur la ligne médiane après un certain trajet, et le canal commun ainsi formé va aboutir à un pore situé entre l'anus et l'orifice urinaire. Les œufs qui se détachent de la face interne du tube ovarique tombent dans la cavité de celui-ci, et sont évacués au dehors par l'oviducte.

Cette forme se distingue donc de la première par les caractères suivants : 1° L'ovaire a la forme d'un tube (et non celle d'une lame ou bandelette), 2° les œufs tombent dans la cavité de l'ovaire (et non dans la cavité générale du corps) ; 3° les œufs sont conduits directement à l'extérieur par un prolongement tubuliforme de l'ovaire.

L'ovaire que nous venons de décrire schématiquement présente un très grand nombre de variétés, qui résultent principalement du mode d'arrangement de l'épithélium germinatif et des ovules sur la face interne du tube ovarique.

Cette surface est presque toujours (à une exception près) considérablement accrue par la présence de replis ou *lamelles* (fig. 6) semblables à celles que nous avons trouvées sur la face externe de l'ovaire de l'Anguille. La surface de ces lamelles est, en tout ou en partie, occupée par l'épithélium germinatif; les follicules ovariques sont situés dans leur épaisseur.

Il se peut que toute la surface interne du tube ovarique soit recouverte de lamelles de ce genre. En ce cas la cavité de l'ovaire ou *canal ovarique* est *central* (Brock 21*a*) ; il est environné de toutes parts par des œufs. D'autres fois il arrive qu'une partie seulement de la face interne de l'ovaire est munie de lamelles. Une autre partie plus ou moins étendue est dépourvue de productions de ce genre, ne produit pas d'œufs, mais est, au contraire, recouverte par un épithélium cilié dont la découverte est due à Leydig (16). En ce cas le *canal ovarique* est *latéral*. La disposition des lamelles ovariques est d'ailleurs on ne peut plus variable : elles peuvent être transversales, longitudinales, enroulées, etc.

Nous empruntons le tableau suivant à Brock (21*a*) : on y trouvera décrites en résumé et classées les diverses variétés d'ovaire

qu'on a trouvées jusqu'ici. On remarquera que nous avons fait subir au tableau de Brock quelques modifications, qui ne portent d'ailleurs que sur des détails secondaires.

1. — La surface productrice des œufs est restreinte à une petite partie de la surface interne de l'ovaire, ou constitue une duplicature de celle-ci qui n'y est réunie que par une strie étroite.

SCORPOENA SCROPHA, *Lepadogaster biciliatus.*
OPHIDIUM BARBATUM. I.

2. — La plus grande partie de la surface de l'ovaire produit des œufs.

a. — Les œufs naissent dans des protubérances irrégulières de la paroi.

Blennius viviparus. II.

b. — Les œufs apparaissent dans des duplicatures de la paroi ayant la forme de lamelles distinctes.

1. — Les lamelles sont parallèles au grand axe de l'organe.

α. Canal ovarique central.

SARGUS ANNULARIS, *Pagellus erythrinus*, *Chrysophys aurata*, SERRANUS, *Scomber scomber*, *Zeus faber*, *Mullus sp.? Sciaena remosa*, *Caranx trachurus*, *Gadus barbatus*, BELONE ACUS, *Blennius sanguinolentus.* III.

β. Canal ovarique latéral.

BOX SALPA. IV.

2. — Lamelles parallèles à l'axe tranversal de l'ovaire.

α. Canal ovarique central.

Perca fluviatilis, *Lucioperca sandra*, *Cepola rubescens*, *Uranoscopus scaber*, GOBIUS NIGER, *Alosa finta*, *Clupea harengus.* V.

β. Canal ovarique latéral.

CYPRINOÏDES, ESOCES, TRIGLA, *Atherina.* VI.

3. — Surface productrice des œufs localisée sur la crête d'une ou deux lamelles seulement; l'une de celle-ci enroulée. VII.

LOPHOBRANCHES (*). VIII.

OBSERVATIONS. I. — Parmi les espèces appartenant à la

(*) Les noms en petites majuscules dans le tableau ci-dessus sont ceux des espèces que nous avons examinées nous-même.

première forme, nous avons examiné l'*Ophidium barbatum* et le *Scorpœna scropha*. L'ovaire de ces deux formes nous a paru construit presque identiquement. Nous donnerons donc une description commune pour les deux.

La figure 1re représente une coupe transversale de l'ovaire d'un JEUNE *Scorpœna scropha* (de 4-5 cent. de long). Comme on le voit, la surface externe de l'organe présente une échancrure, une espèce de hile; mais, chose remarquable, le mesovarium n'est pas inséré au niveau de ce point, mais à une certaine distance de celui-ci. Les œufs sont portés par quelques lamelles parallèles au grand axe de l'organe, et insérées sur une saillie conjonctive, une espèce d'épaississement de la paroi de celui-ci. Cet épaississement est formé de tissu connectif; il renferme de larges lacunes et envoie des prolongements dans l'axe de la plupart des lamelles. A côté de faisceaux de fibres qui se comportent de cette manière, et que l'on pourrait appeler *fibres rayonnantes*, il y a des faisceaux longitudinaux, dont on aperçoit la coupe transversale sur notre figure.

Chez les jeunes exemplaires, ces lamelles sont entièrement distinctes, mais plus tard elles se soudent par leurs extrémités, et ne restent indépendantes qu'à leur base. Notre figure 1re représente un ovaire arrivé à ce stade de son développement. Chez l'adulte, les lamelles sont toutes confondues en une masse unique. Elles se sont soudées entièrement les unes aux autres, et il n'est plus possible de démêler la structure primitive (*).

Comme on le voit aisément, cet organe n'est autre chose qu'un ovaire à canal latéral énormément développé.

La surface des lamelles est recouverte d'un épithélium germinatif : tout le reste du canal ovarique est tapissé par une couche de cellules ciliées. Ces derniers éléments sont surtout développés

---

(*) Rathke a comparé cet ovaire à celui de la *Sepia*. On pourrait aussi le comparer à la glande génitale de certains mammifères. L'ovaire de l'Hermine, par exemple (*Arch. de Biol.*, I, pl. IX, fig. 18), ressemble singulièrement à celui que nous venons de décrire. (En se contentant d'une comparaison superficielle, bien entendu.)

sur les parties latérales du noyau conjonctif qui sert de base aux lamelles ovigères. De là on voit cet épithélium se mettre en continuité avec les éléments qui recouvrent ces lamelles, et d'autre part on remarque que les cellules vont en s'abaissant graduellement et s'approchent de plus en plus de la forme pavimenteuse à mesure qu'on s'écarte du hile de l'organe (fig. 3).

Chez l'*Ophidium barbatum*, on trouve un épithélium du même genre dans le fond des sillons qui séparent les lamelles ovariques les unes des autres (correspondant au point *l'* de notre figure 1re). Cet épithélium est formé de cellules cylindriques qui atteignent leur maximum de hauteur dans le fond du sillon, et vont en décroissant, à mesure qu'on s'éloigne de ce point, pour passer à l'état d'épithélium ovarique recouvrant la plus grande partie de la surface des lamelles.

IV. — Chez le *Box Salpa*, du moins chez les deux exemplaires que nous avons examinés (fig. 6), le canal ovarique est latéral. Cette espèce est placée par Brock dans le groupe III, comme ayant un canal central.

VII. — L'ovaire des Lophobranches est rangé par Brock dans le groupe II, à côté du *Blennius viviparus*. L'étude que nous avons faite de cet ovaire, nous force à lui donner une autre place dans la classification, et même à l'éloigner de tous les ovaires de Téléostéens connus jusqu'ici (*).

L'ovaire de l'*Hippocampus brevirostris* se compose d'une plaque enroulée sur elle-même autour de son grand axe, absolument comme une feuille de papier dont on aurait fait un rouleau (fig. 9). Sur une coupe transversale, un tel ovaire se présente comme une spirale ou volute. L'épithélium germinatif est localisé sur les bords de cette lame, et dans son voisinage immédiat se rencontrent les jeunes ovules. A mesure que l'on s'éloigne de ces bords, les dimensions des ovules vont en s'accroissant

(*) Voir notre communication sur ce sujet dans les *Bull. de l'Acad. royale de Belg.*, 1881, t. I, n° 4.

avec une assez grande régularité, de telle sorte que le milieu de la lame est occupé par les ovules les plus grands et les plus rapprochés de leur maturité.

Une comparaison rendra mieux compte de l'aspect d'une coupe transversale de cet organe : on croit avoir sous les yeux deux tubes ovigères d'un articulé, contenant des œufs placés à la file d'après leur état de développement, et soudés bout à bout par leurs extrémités les plus larges, contenant les ovules les plus grands, tout le système étant enroulé sur lui-même comme une Trichine enkystée. Cette comparaison est d'autant plus juste que la lame ovarique est mince, et ne contient d'ordinaire qu'une seule rangée d'ovules.

L'ovaire tout entier est contenu dans une capsule relativement épaisse, et il y est orienté de telle sorte qu'un de ses bords libres correspond à peu près à l'insertion du mesovarium, tandis que l'autre occupe sensiblement l'axe de l'organe.

Une partie de la surface interne de la capsule est libre : il existe ainsi un *canal ovarique latéral*. D'autre part, les divers tours de spire sont indépendants les uns des autres, sauf en un point. La lame ovarique en effet, après avoir décrit un peu plus d'une circonvolution, se soude à elle-même sur un espace très court (*s* dans la fig. 9). De cette manière le canal primitif est secondairement divisé en deux parties : une partie *latérale* à peu près triangulaire, et une partie *centrale* au sein de laquelle la lame ovarique continue à s'enrouler librement.

Comme on le voit, l'ovaire de l'Hippocampe s'écarte assez profondément de celui des autres poissons osseux. On peut cependant le rattacher à la forme ordinaire en le considérant comme un ovaire *à canal latéral, muni seulement de deux lamelles parallèles à l'axe de l'organe, l'épithélium germinatif étant localisé à l'extrémité de ces lamelles* (*).

Chacune de ces couches germinatives est le point de départ de la formation d'ovules, mais cette fonction semble surtout

(*) On remarquera que cette interprétation diffère notablement de celle que nous avons donnée dans notre communication préliminaire citée plus haut.

dévolue à la lamelle enroulée. Les jeunes follicules prennent naissance à la partie interne des portions germinatives, et chaque nouveau follicule pousse devant lui ceux qui sont déjà formés, de sorte qu'ils constituent une chaîne de follicules, dont les plus développés sont les plus éloignés de la couche germinative.

Comme tout cela se passe à l'intérieur de la capsule enveloppante qui s'oppose dans une large mesure à la dilatation de l'organe, l'ovaire est forcé de prendre la forme enroulée pour pouvoir se développer.

L'ovaire du *Syngnathus acus* aussi bien que celui du *Siphonostomum Rondelettii*, présente une disposition qui est au fond la même que celle de l'ovaire de l'Hippocampe. Ils sont formés par une plaque enroulée à l'intérieur d'une capsule, mais l'épithélium germinatif est localisé à l'*une* des extrémités de la lame, tandis que l'autre extrémité est fortement renflée et contient les œufs mûrs (*).

Cet organe (fig. 10), peut être comparé à un ovaire à canal ovarique latéral, et à *une seule* lamelle longitudinale. L'enroulement ou mieux le plissement de celle-ci est due à la cause que nous avons déjà indiquée chez l'Hippocampe. Cette lamelle unique est très probablement homologue de la lamelle la plus développée et enroulée que nous avons vue chez l'Hippocampe, tandis que la plus petite lamelle de l'ovaire de cet animal se serait perdue chez le Syngnathe.

Nous croyons pouvoir généraliser ces observations faites chez trois genres, et dire que « chez les Lophobranches l'ovaire est caractérisé par ce fait que la couche germinative est localisée, sur la crête d'*une* ou de *deux* lamelles ovariques longitudinales, d'où résulte un enroulement de ces lamelles. »

Comme on le voit par cette description, la localisation de l'épithélium germinatif s'est faite au plus haut degré chez les Lophobranches.

On trouve chez les Téléostéens des degrés divers d'une localisation de ce genre :

(*) Il y a presque toujours deux rangées longitudinales d'œufs mûrs dans chaque ovaire.

Chez ceux qui ont un ovaire à *canal ovarique central, toute* la surface interne du tube ovarique produit des ovules (figure schématique 11). Une première différenciation consiste en ce qu'*une partie* de cette surface produit seule des œufs, la partie restante étant recouverte d'un épithélium ciliaire; on observe alors un *canal ovarique latéral* (fig. 12-13).

Chez l'*Ophidium barbatum*, nous avons vu que l'extrémité libre des lamelles porte seule l'épithélium germinatif, leur base et les sillons qui les séparent portant un épithélium cilié (fig. 14).

Une portion encore bien plus petite des lamelles est le siège de la formation des ovules chez les Lophobranches. La crête des lamelles constitue seule la couche germinative (fig. 15 et 16).

D'autres vertébrés offrent souvent des exemples d'une localisation semblable des cellules génitales sur une partie de la surface de l'ovaire seulement. Les Reptiles, entre autres, présentent de nombreux exemples de faits de ce genre. Chez les Sauriens, par exemple, l'ovaire ou, pour parler plus exactement, l'ébauche de la glande sexuelle commence par être recouverte toute entière par l'épithélium germinatif. Avec les progrès du développement, cet épithélium se concentre sur les parties latérales de l'organe, et reprend sur le milieu le caractère séreux, comme sur le reste du péritoine.

Leydig (24) a déjà signalé ce fait chez les Lézards. Braun (25) a observé embryologiquement cette particularité chez l'Orvet. Une disposition du même genre s'observe chez les Geckos et chez la Couleuvre.

Hermaphrodisme chez quelques Téléostéens.

On connaît déjà depuis longtemps des cas d'hermaphrodisme chez les poissons osseux. Dans ces derniers temps, Syrski (20) est venu augmenter considérablement le nombre des espèces chez lesquelles cette particularité se présente.

Brock s'est également occupé de la question. Il a complété la description donnée par Dufossé (15) des organes hermaphrodites des Serrans, et a fait la description de ces organes chez le *Chrysophrys aurata.*

Cet auteur distingue deux types de glandes hermaphrodites chez les Téléostéens.

1. Chez les *Serranus* (fig. 5), le canal ovarique (central) est entouré en partie par des lamelles ovariques, en partie par une

portion testiculaire. En d'autres termes, le testicule se comporte comme s'il était formé d'un certain nombre de lamelles ovariques modifiées.

2. Chez les *Sparides* (fig. 6), une cloison conjonctive s'est glissée dans le canal ovarique, entre la partie mâle et la partie femelle.

Chez les individus hermaphrodites (tous ne le sont pas) du *Sargus annularis* (fig. 4), le développement relatif des deux parties de la glande est fort variable. Dans l'exemplaire que nous figurons la partie femelle est très petite. Dans d'autres, elle l'emportait de beaucoup sur la partie mâle.

Les glandes hermaphrodites du *Sargus* sont surtout remarquables par ce fait que la limite entre la région mâle et la région femelle est très vague : des canaux séminifères se trouvent mêlés aux follicules de Graaf, et réciproquement on trouve çà et là, et souvent à une assez grande distance du noyau de l'ovaire, des follicules situés au milieu des canalicules séminifères. Mais, ce qui est beaucoup plus remarquable, c'est que l'on rencontre — assez rarement, il est vrai — des ovules placés à l'intérieur de ces canaux (fig. 8).

Au milieu des cellules mères des spermatozoïdes, on trouve parfois une cellule de très grande dimension (*) dont le contenu absorbe fortement le carmin, et qui est pourvue d'un grand noyau plurinucléolé. Une telle cellule est identique à tous égards à un des ovules relativement déjà avancés contenus dans la partie femelle de la glande. Ces éléments diffèrent nettement des cellules mâles qui les avoisinent de toutes parts. Leurs dimensions, leur affinité pour les matières colorantes suffisent nettement à les caractériser. On n'observe aucune transition entre ces cellules et les autres éléments contenus dans le canal séminifère.

On a déjà maintes fois appelé l'attention sur la présence d'ovules primordiaux dans ces canalicules. Balbiani (26), von

---

(*) Une telle cellule mesure d'ordinaire 25-30μ, tandis que les plus grands éléments mâles dépassent rarement 8-10μ en diamètre.

Lavalette St-George (27), Max Braun (25) ont décrit dans ces canaux, chez divers vertébrés, de grandes cellules arrondies, qui furent considérées tantôt comme des ovules arrêtés dans leur développement, tantôt comme des œufs mâles destinés à produire des spermatozoïdes.

Chez le *Sargus annularis* aucun doute n'est possible, il s'agit bien ici de véritables *ovules* mélangés aux cellules mâles qui forment le contenu du canalicule séminifère.

Il existe une ressemblance frappante entre cette disposition et celle qui se rencontre chez un certain nombre d'invertébrés hermaphrodites.

Mathias Duval (28) a figuré chez quelques Mollusques gastéropodes des utricules de la glande génitale renfermant des œufs mêlés aux spermatozoïdes : Quelques-unes de ses figures pourraient s'appliquer presque littéralement à nos préparations du *Sargus annularis*.

CHAPITRE SECOND.

LE DÉVELOPPEMENT DES GLANDES GÉNITALES DES TÉLÉOSTÉENS.

L'étude du développement de l'appareil génital des Téléostéens ne manque pas de présenter de grandes difficultés.

L'excessive petitesse des organes et de leurs éléments constituants, jointe à la singulière marche du développement, rend cette étude très laborieuse.

Ce n'est qu'en disposant de matériaux nombreux que l'on peut entreprendre la solution de la question avec quelque chance de succès.

En effet, les organes génitaux des Téléostéens apparaissent généralement très tard, et ils se développent avec une lenteur extrême. Nous avons vu, par exemple, chez certains poissons appartenant probablement au genre *Gobius*, les glandes génitales apparaître seulement quinze jours après la naissance. On observe alors quelques cellules plus grandes que les autres

situées dans l'endothélium péritonéal : ce sont les *ovules primordiaux*. Un mois plus tard, ce groupe de cellules n'a pas subi de modifications appréciables.

L'élevage des œufs de poissons osseux peut se faire aisément pendant longtemps. Mais à part quelques exceptions (Lophobranches) les embryons encore contenus dans l'œuf ne fournissent aucune indication relative aux organes génitaux. Il faut chercher le développement de ces parties chez de jeunes poissons, et il faut pouvoir observer ceux-ci pendant très longtemps. Or il est difficile de tenir ces jeunes animaux en vie pendant plus de quelques jours. Trop souvent, en arrivant un beau matin au laboratoire et en visitant ses aquariums, on trouve morte en une fois toute une couvée de jeune frai qu'on était parvenu à élever jusque-là sans encombre, et dont on ne peut attribuer la mort à aucune cause connue.

Il ne faut donc pas s'étonner en voyant que nous ne sommes pas parvenu à étudier le développement des organes génitaux chez une seule espèce d'une manière complète. Les données que nous avons pu réunir à ce sujet ont été fournies par plusieurs formes. Chez l'une, nous avons trouvé les premiers stades; chez une autre les stades intermédiaires; chez une troisième, les états les plus avancés, etc.

S'il est difficile de se procurer les matériaux nécessaires, l'examen de ces matériaux n'est pas moins laborieux. Ce n'est qu'en pratiquant des coupes d'une finesse extrême que l'on peut arriver à déterminer exactement la structure de l'ébauche des glandes génitales.

Nous dirons ici quelques mots de la méthode que nous avons suivie pour faire nos coupes. Cette méthode a déjà été publiée plusieurs fois (*), et elle est d'un emploi général à la station zoologique de Naples, où nous avons appris à la connaître. Nous ne croyons pas inutile de la décrire ici dans tous ses détails, car malgré ses nombreux avantages, elle n'est pas encore entrée dans la pratique courante des laboratoires.

(*) P. Mayer, *Ueber die in der Zool. Stat. z. Neapel gebräuchlichen Methoden.* Mittheil. zool. Stat., II Bd.. 1 Hft., etc.

1° L'objet à étudier (l'embryon débarrassé de ses enveloppes ou le jeune poisson après séparation de la tête et de la queue) séjourne d'abord pendant 24 heures dans l'acide picrique de Kleinenberg ou dans l'acide chromique à 2-3 °/₀₀. On lave ensuite avec de l'alcool à 70 °/₀, en renouvelant plusieurs fois le liquide jusqu'à ce qu'il reste incolore.

La pièce est colorée *in toto* au carmin (de préférence le carmin boracique) et la matière colorante en excès est enlevée au moyen de l'alcool à 70 °/₀ acidulé d'une goutte d'acide chlorhydrique.

Enfin l'objet est déshydraté et encastré.

2° La pièce est traitée par une solution saturée de sublimé corrosif pendant un certain temps (2-24 heures) — pendant quelques minutes par l'eau distillée — colorée au carmin boracique etc. comme plus haut.

Après avoir été soumise à une de ces deux méthodes, la pièce est *encastrée* de la manière suivante :

Après déshydratation soignée, l'objet séjourne pendant quelque temps — 24 heures ordinairement — dans la créosote. Quand elle est suffisamment éclaircie, on prépare un bain de paraffine fondue au bain-marie, en ayant soin de placer la capsule ou le godet qui contient la pièce sur le même bain, de manière à porter celle-ci à la même température que la paraffine dans laquelle on va l'introduire. Quand celle-ci est fondue, on y dépose la pièce et on l'y laisse séjourner pendant quelque temps, en ayant *le plus grand soin* de ne pas dépasser le point de fusion (57° — 60° ordinairement.) Quand on juge que l'imbibition est suffisante, on verse un peu de paraffine dans un petit moule en papier, on y transporte l'objet qu'on oriente au moyen d'une aiguille légèrement chauffée, et on laisse refroidir lentement (*)

(*) Comme on le voit, cette méthode d'encastration se rapproche beaucoup de celle que Plateau (voir *Recherches sur la structure de l'appareil digestif des Aranéides*, Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, t. XLIV, 1877. p. 35 du tiré à part), décrivit en 1877.

Les coupes se font à sec, au microtome de Leiser ou de Yung. Elles sont placées en ordre sur une lame; quand un certain nombre de coupes sont déposées les unes à coté des autres, on chauffe légèrement le porte-objet; la fusion de la paraffine détermine l'adhérence provisoire des coupes au verre. On peut alors, au moyen d'un petit pinceau imbibé de térebenthine, enlever la paraffine sans déranger les objets. On dépose enfin un verre couvrant, et on laisse une solution de baume couler lentement sous celui-ci.

Telle est la méthode que nous avons suivie.

Elle nous a permis de faire en un temps relativement court de nombreuses séries de coupes.

Nous avons, par exemple, débité un embryon de deux centimètres environ de longueur en 592 coupes numérotées, rangées sur quinze porte-objets. Des personnes plus exercées peuvent atteindre des résultats encore bien supérieurs.

Giesbrecht (29) a introduit tout récemment un perfectionnement notable dans cette méthode.

Si on considère l'évolution de la glande génitale prise en elle-même, sans tenir compte de ses changements de position, on peut la diviser en trois périodes :

1° Apparition de l'épithélium germinatif;

2° Formation du pli génital;

3° Transformation de ce pli en tube génital.

Nous aurons aussi à nous occuper des changements de position de l'organe pendant son développement.

Première apparation des organes génitaux. — Formation de l'épithélium germinatif.

Nous avons pu étudier ces premiers stades chez l'*Hippocampus brevirostris* et le *Syngnathus acus,* et chez des poissons osseux indéterminés, probablement des *Gobius.*

Si on examine une série de coupes transversales faites au travers du tronc d'un embryon, on trouve en allant d'avant en arrière : d'abord le tube digestif entouré en partie par une volu-

mineuse masse glandulaire. A mesure qu'on recule en arrière. on voit cette masse diminuer en importance, et finalement on arrive à un endroit où le tube digestif constitue le seul viscère contenu dans la cavité péritonéale. C'est dans cette région postérieure, au niveau de l'*intestin* par conséquent, que l'ébauche des organes génitaux apparaît.

Quand on examine une coupe transversale d'un embryon d'Hippocampe chez lequel le vitellus nutritif a encore gardé environ les trois quarts de son volume primitif, les divers organes situés en dessous de la corde dorsale sont disposés de la manière suivante (fig. 17) :

En dessous de la notocorde, à droite et à gauche de la ligne médiane, et à des distances inégales de celle-ci, se trouvent placés deux canaux longitudinaux que nous considérons comme les canaux urinifères primitifs. Entre ceux-ci sont situés trois larges vaisseaux sanguins, comme le montre la figure 17 (*).

Dans la cavité abdominale nous trouvons l'intestin, suspendu sur le ligne médiane par son mésentère. (Celui-ci se résorbe de très bonne heure.)

Toute la surface de la cavité du corps est tapissée par un endothélium à cellules plates, dont les noyaux ont un aspect fusiforme sur les coupes. De chaque côté de l'insertion du mésentère on trouve dans cet endothélium quelques cellules plus grosses que les autres. Ce sont les *ovules primordiaux* ou, pour employer l'expression plus juste de Nussbaum, les *cellules sexuelles* (*Geschlechtszellen*).

Le noyau de ces éléments est relativement volumineux, son contenu est granuleux; quelques granulations plus grosses que les autres peuvent être envisagées comme des nucléoles. Le protoplasme peu abondant est clair. Ces cellules mesurent de 5-8 μ en diamètre.

(*) On voit que ces cinq tubes situés en dessous de la corde dorsale sont asymétriquement placés. Cela est un fait constant chez les Lophobranches. Nous l'avons constaté sans exception chez une masse d'embryons de Syngnathe et d'Hippocampe.

Chez des embryons de *Gobius*, une quinzaine de jours après la sortie de l'œuf, on trouve également quelques grosses cellules du même genre de chaque côté du mésentère (fig. 18).

Primitivement, chez des embryons plus jeunes, il n'y a aucune trace de ces cellules. Elles apparaissent relativement fort tard. Pour ce motif nous croyons avec Brock (21*b*, p. 534) que ces éléments sont le résultat d'une différenciation des cellules endothéliales, et nous ne pouvons admettre avec Nussbaum (30), qui les a décrits chez la Truite, qu'il s'agit ici de cellules n'ayant aucun lien de parenté avec l'endothélium péritonéal.

Formation du pli génital.

Les organes reproducteurs restent longtemps dans cet état, parfois pendant plus d'un mois (*Gobius*). A un moment donné, un groupe de deux ou trois cellules sexuelles forme une petite saillie, une petite crête à la surface de l'endothélium péritonéal. Nous avons observé ce stade chez l'*Hippocampus* et le *Belone acus* (fig. 19).

A mesure que l'embryon avance en âge, cette saillie génitale s'accroît; le nombre de ses cellules constituantes augmente et au bout de peu de temps on remarque qu'elles se disposent en une couche périphérique entourant un noyau central conjonctif peu abondant (fig. 20). En même temps, la partie basilaire du repli s'étrangle (fig. 20, 21, 22), tandis que son extrémité libre s'épaissit. L'ensemble prend ainsi, sur une coupe, l'aspect claviforme. La partie épaissie constituera plus tard le corps de la glande, tandis que le pédicule retréci deviendra son ligament suspenseur.

L'ébauche de la glande génitale perd rapidement sa constitution primitive. Quelques-unes des cellules périphériques s'accroissent et s'enfoncent dans le noyau conjonctif de l'organe. Comme ce noyau est très petit, il suffit de l'immigration de deux ou trois cellules sexuelles pour le masquer entièrement. La partie centrale se présente alors comme étant formée de quelques grosses cellules sexuelles mélangées à quelques rares

éléments conjonctifs beaucoup plus petits. Cette partie est toujours entourée d'éléments sexuels restés moindres (fig. 21, 22).

C'est cet aspect qui a été très probablement la cause pour laquelle plusieurs auteurs ont cru que l'ébauche génitale des Téléostéens ne renferme pas de tissu conjonctif. Nous avons, au début de notre travail, partagé également cette erreur. Brock (21*b*) a déjà démontré la présence de tissu conjonctif dans l'ébauche génitale des Murénoïdes.

L'organe s'accroît sans cesse, le nombre de ses éléments augmente; le noyau central acquiert de plus en plus d'importance, tandis que quelques cellules sexuelles continuent à immigrer dans son intérieur.

En même temps, une partie des éléments de la couche épithéliale périphérique semble reprendre l'état primitif de cellules plates. Ce changement s'opère sur toute la surface *interne* ou *médiale* (*) du repli, et sur la plus grande partie de la face externe. Les cellules ne gardent leur noyau arrondi et leurs autres caractères de cellules sexuelles que sur la partie proximale (**) de la face externe. Sur le reste de celle-ci on observe cependant çà et là quelques cellules ayant conservé ces caractères (fig. 24).

Une telle localisation de l'épithélium sexuel sur la face externe du repli génital est connue chez les Élasmobranches (Balfour, 23 *bis*) et a été signalée par Brock chez les Murénoïdes (21*b*). Ici cette localisation est plus parfaite en ce sens qu'elle s'est opérée sur une *portion* de la face externe seulement. Des faits du même genre se rencontrent chez quelques reptiles. (*Voir* plus haut.)

D'après Nussbaum, l'ébauche de la glande génitale se formerait par la réunion d'un certain nombre de cellules sexuelles entourées de cellules endothéliales ordinaires. Tous les éléments sexuels qui se forment plus tard dériveraient de ces quelques cellules sexuelles primitives.

Nous croyons, au contraire, que les cellules sexuelles sont des cellules

---

(*) Nous appelons ainsi la face tournée du côté du mésentère, et face *externe* la face opposée.

(**) La plus rapprochée du point d'insertion de l'organe.

endothéliales différenciées, et que des éléments de ce genre peuvent se différencier ultérieurement, alors que le repli génital est déjà formé, et aux dépens de la couche de revêtement qui entoure ce repli.

L'ébauche génitale, telle que nous venons de la décrire, est assez semblable à celle qui se trouve chez les Élasmobranches et les Batraciens, abstraction faite du peu de développement du tissu conjonctif. Chez la *Rana esculenta*, d'après Kolessnikow (*loc. cit.*, pl. XXV, fig. 1), l'ébauche de la glande génitale se compose, à un certain moment, d'un repli claviforme formé d'un noyau conjonctif vasculaire, et d'une enveloppe cellulaire formée de grosses cellules génitales encastrées dans plusieurs couches d'éléments plus petits. En supposant le noyau conjonctif fortement réduit, on arrive à une disposition qui se rapproche de bien près de celle que nous avons trouvée chez les Téléostéens. Un raisonnement semblable s'applique à ce qui existe chez les Plagiostomes.

Transformation du pli génital en canal.

Quand le pli génital a atteint l'état de développement que nous venons de décrire, il subit un changement d'une grande importance. Le *pli*, de *solide* qu'il était, devient *tubulaire*.

Les divers états examinés jusqu'ici correspondent à peu près aux premiers stades qui s'observent chez les autres vertébrés. A partir de ce moment, la glande suit une route toute spéciale, propre aux poissons osseux.

Chez un embryon de *Belone acus* de 54 millimètres de long environ, on observe sur la face externe de l'ébauche génitale et et près de l'extémité adhérente, à l'endroit même où nous avons vu l'épithélium conserver ses caractères primitifs, un sillon étroit et profond, qui s'enfonce obliquement dans la masse de l'organe. Le développement de ce sillon ne se fait pas également sur toute la longueur de la glande. Les parties postérieures semblent être en avance sur les parties antérieures.

Le sillon, d'abord plus large au niveau de son entrée, devient

de plus en plus profond à mesure que ses lèvres se rapprochent. Il finit enfin par se fermer entièrement, et l'on observe alors dans la glande génitale un canal à lumière assez large, entouré de toutes parts d'un revêtement de cellules sexuelles, et partout séparé de la surface de l'organe (fig. 24, 25, 26, 27).

L'organe a acquis dès maintenant sa structure tubuleuse définitive, et cela d'une manière extrêmement simple, sans qu'il faille faire intervenir des processus assez peu vraisemblables comme ceux que l'on a admis pour expliquer le phénomène. Cette transformation rappelle le développement de beaucoup de canaux qui commencent par être de simples sillons et se ferment plus tard.

Malheureusement, il nous a été impossible de suivre le développement de la glande au delà de ce point : les matériaux nous ont fait défaut. Une maladie grave est venue nous arracher à notre travail, et nous a tenu éloigné de nos occupations jusqu'à une époque où il n'était plus possible de se les procurer.

Il est cependant plus que probable que l'épithélium sexuel qui s'est invaginé pour former le sillon, et ensuite le tube qui résulte de la fermeture de celui-ci, constituera plus tard l'épithélium interne du tube ovarique.

Toutes les cellules qui le constituent pourront conserver leur caractère sexuel, ce qui amènera la production d'un ovaire à *canal central;* dans d'autres cas, une partie plus ou moins considérable de ces cellules pourra passer à l'état de cellules épithéliales ordinaires, ce qui produira un ovaire à canal ovarique latéral avec les différenciations variées sur lesquelles nous avons déjà appelé l'attention (*voir* page 11).

La partie conjonctive du repli génital constituera la charpente conjonctive de l'organe adulte. Les ovules qui y ont immigré précédemment sont très probablement destinés à disparaître, tandis que les cellules plates qui recouvrent à ce stade tout le repli génital formeront plus tard le revêtement séreux de l'organe définitif.

On voit par l'inspection des figures que l'on peut considérer les deux lèvres qui bordent ce sillon comme deux lamelles ovariques longitudinales

entre lesquelles il se trouve situé (fig. 25, pp.). L'extrémité libre de ces lamelles se soude, et le sillon est ainsi transformé en tube. A ce point de vue, on peut comparer ces phénomènes à ceux qui se passent dans l'ovaire du *Scorpœna scropha* et de l'*Ophidium barbatum*. La figure 1 montre que l'on trouve dans ces ovaires un certain nombre de *lamelles longitudinales séparées par des sillons*; ces lamelles se soudent entre elles par leurs extrémités libres, ce qui amène la *transformation des sillons en canaux* (marqués *c* sur la figure citée). On assiste ici à une répétition du phénomène qui a présidé à la formation de l'ovaire entier. Si on compare entre elles les figures schématiques 13 et 14, on voit que chez le *Scorpœna* ces canaux secondaires sont entièrement tapissés par l'épithélium sexuel, tandis qu'ils ne sont que partiellement limités par cet épithélium chez l'*Ophidium*.

Si le sillon originaire observé sur le pli génital se comporte comme les sillons situés entre les lamelles chez le *Scorpœna*, nous arriverons à un ovaire à canal central. S'il ressemble, au contraire, aux sillons secondaires de l'*Ophidium*, nous aurons un ovaire à canal latéral.

Changements de position de la glande génitale dans le cours de son évolution.

Les divers changements que nous avons décrits jusqu'ici s'accomplissent à l'intérieur de la glande en voie de formation. Pendant le cours de son évolution, l'organe quitte partiellement sa position primitive. Les rapports entre les portions postérieures de la glande et les parties voisines changent complètement.

Nous avons vu que la glande apparaît d'abord sur la face dorsale de la cavité du corps, de chaque côté du mésentère. Toute la partie antérieure de la glande garde cette position, mais la partie postérieure se déplace et devient beaucoup plus ventrale. L'apparition et le développement de la *vessie urinaire* provoquent ce changement de position.

La vessie urinaire se montre relativement tard : elle se forme au niveau de l'insertion du mésentère, entre le revêtement séreux de la cavité abdominale et les tissus sous-jacents. Par sa formation et son accroissement, elle refoule vers le bas le feuillet péritonéal qui tapisse le rein, et sépare l'un de l'autre

les deux feuillets du mésentère. Comme il est aisé de le comprendre, en comparant entre elles les figures 28 et 30, le point d'insertion des glandes génitales se trouve ainsi reporté en bas et en dehors. En même temps, la vessie urinaire empiète sur la cavité abdominale, la remplit de plus en plus dans sa partie supérieure. Il résulte de là qu'à ce niveau les glandes génitales perdent de très bonne heure, alors qu'elles sont encore loin de leur état définitif, leur position originaire à la surface des reins.

Pour mieux faire comprendre le résultat de ce déplacement, nous décrirons la disposition relative des divers organes chez le *Belone acus*, telle qu'elle se présente chez des embryons de 5 centimètres de longueur environ.

Les figures 28 à 33 représentent une série de coupes transversales d'un embryon de ce genre, faites depuis la partie antérieure de la vessie urinaire jusqu'à son orifice extérieur.

La figure 28 correspond à une coupe faite immédiatement au-devant de la vessie. On y voit les organes génitaux dans leur position originaire, de chaque côté du mésentère.

La figure 29 représente une coupe un peu postérieure. La vessie urinaire est encore petite à ce niveau : elle est partiellement comprise dans l'épaisseur du mésentère.

Sur la figure suivante (fig. 30), encore plus postérieure, la vessie urinaire est beaucoup plus grande : elle occupe à peu près la moitié supérieure de la cavité du corps : l'ébauche des glandes génitales est ainsi reportée vers le bas, tandis que la vessie urinaire est soudée largement, par toute sa face inférieure, à la face supérieure du tube intestinal.

Un peu plus en arrière (fig. 31), la vessie urinaire est devenue encore plus volumineuse. Le tube digestif s'est soudé à la face ventrale de la paroi du corps, de telle sorte que la cavité péritonéale est divisée en deux moitiés, une à droite et une à gauche. Chacune de ces moitiés constitue un canal triangulaire, horizontal, communiquant au-devant avec le reste de la cavité générale, limité en haut par le revêtement des parties inférieure et latérales de la vessie urinaire, en dehors par la paroi externe du corps, en dedans par le canal intestinal.

L'angle supérieur et interne de ce canal, formé à l'endroit de réunion de la vessie et du rectum, est le point d'insertion des glandes génitales.

A mesure que l'on recule en arrière, ce canal devient de plus en plus étroit, s'étend au delà de l'anus, et se termine en cul-de-sac dans le voisinage immédiat de l'orifice urinaire externe (fig. 33).

La glande génitale ne s'étend que jusque dans la partie antérieure de ce canal. Plus en arrière on n'en trouve plus aucune trace.

Telle était la disposition chez l'embryon le plus âgé que nous avons pu observer. A cette époque, il n'existait encore aucun indice de pore péritonéal.

En résumé, à un moment donné du développement, la partie postérieure des glandes génitales vient se placer à la face ventrale de la vessie urinaire, au point de réunion de celle-ci et du rectum. En arrière, la cavité péritonéale se prolonge sous forme de deux canaux, situés au niveau de la face dorsale de l'intestin et latéralement, et s'étendant jusqu'au niveau de l'orifice urinaire. Les glandes génitales se prolongent jusque dans la partie antérieure de ces canaux.

Nous n'avons malheureusement pu suivre le développement au delà ; mais la disposition que nous venons de décrire permet de prévoir en quelque sorte les changements ultérieurs.

En effet, nous avons vu que le repli génital se transforme en tube pendant que ces changements de position surviennent. L'extrémité postérieure du tube génital débouche donc dans les prolongements de la cavité du corps que nous avons décrits. Pour passer de là à l'état adulte, il suffit de supposer une simple soudure entre l'extrémité postérieure du tube génital et la paroi des canaux péritonéaux en question, la réunion de ces deux canaux sur la ligne médiane par leurs extrémités postérieures, et l'établissement d'une communication entre cette extrémité et l'extérieur, c'est-à-dire la formation d'un pore péritonéal (*).

(*) Ce pore apparaît très tard chez les Téléostéens. Brock (21*b*) l'a cherché vainement chez des exemplaires d'anguille déjà relativement grands.

Ces phénomènes sont aisément admissibles; ils sont des plus simples et s'imposent pour ainsi dire à l'esprit. Il ne serait guère possible de concevoir un autre mode de communication des glandes génitales avec l'extérieur. En effet, nous croyons pouvoir rejeter l'existence d'un canal de Müller chez les Téléostéens. Depuis la première ébauche des glandes rénales jusqu'à un moment où l'appareil urinaire est déjà complètement formé, nous n'avons jamais rien vu qui rappelât en quelque façon que ce soit un canal de ce genre. Il est d'ailleurs inadmissible qu'un canal de Müller se développe plus tard, *après* le dernier stade que nous avons observé, alors *que la vessie urinaire est déjà formée.* On ne peut donc faire intervenir un canal de ce genre dans la formation de l'oviducte.

Nous croyons pouvoir conclure de nos observations que chacune des glandes génitales des Téléostéens apparaît sous forme d'un repli situé à côté du mésentère. A l'origine ce repli renferme une masse conjonctive peu abondante, autour de laquelle se trouvent disposées les cellules sexuelles, et dans laquelle quelques-unes de ces cellules immigrent successivement, de manière à en masquer complètement le caractère.

Ces cellules perdent bientôt leur aspect d'éléments sexuels, sauf sur la partie proximale de la face externe de l'organe. A ce niveau se forme un sillon qui devient de plus en plus profond, se ferme, et se transforme ainsi en un canal tapissé par des cellules sexuelles.

L'organe acquiert de cette façon sa forme tubuleuse définitive.

Il n'existe, à aucun moment du développement, aucune trace du canal de Müller. Il est impossible de concevoir la formation des voies d'évacuation des œufs chez l'adulte autrement qu'en admettant que la partie postérieure de la glande génitale tubuleuse s'unit avec le pore péritonéal.

CHAPITRE TROISIÈME.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS.

Il nous reste à examiner maintenant comment les faits que nous venons de relater peuvent servir à l'interprétation de la structure de l'appareil reproducteur des Téléostéens, et comment on peut les utiliser pour se faire une idée de l'origine de cet appareil.

Deux hypothèses principales ont été mises en avant pour expliquer la forme des ovaires des poissons osseux, et pour rattacher la disposition *avec canal excréteur* qui existe chez la plupart d'entre eux à la forme sans canal et *avec pore abdominal* qui se rencontre chez les Salmonides et les Murénoïdes.

D'après Waldeyer (18) la forme la plus ordinaire, avec canal excréteur, serait la forme primitive. L'ovaire se serait replié sur lui-même, de manière à prendre la forme tubuleuse, et aurait été subséquemment enveloppé par l'extrémité abdominale du canal de Müller, qui formerait ainsi autour de l'organe une capsule ovarique analogue à celle qui existe chez quelques mammifères (*Marsupiaux*, *etc.*). Le canal excréteur, l'oviducte ne serait autre chose que l'extrémité postérieure du canal de Müller. Balfour (23) est également d'avis que cette forme est la plus ancienne.

La forme des *Murénoïdes* et des *Salmonides* dériverait de la première par réduction et disparition du canal de Müller.

Une autre idée a été surtout développée par Brock (21*b*). D'après ce naturaliste, la forme sans canal excréteur serait la plus ancienne, et chez les autres Téléostéens l'ovaire aurait formé son propre canal excréteur.

D'après Brock, en effet, l'ovaire de tous les Téléostéens peut être comparé à la plaque ovarique de l'Anguille qui se serait repliée sur elle-même vers l'extérieur et aurait formé un tube, de telle sorte que la face externe ou génitale se serait tournée en dedans, et que la face médiale ou vasculaire du repli génita de l'Anguille constituerait la couche externe de la paroi du tube

ovarique. La face génitale se serait alors subséquemment plissée de manière à former des lamelles.

L'auteur donne ensuite une explication des plus rationnelles des diverses formes d'ovaire que l'on rencontre chez les Téléostéens : si toute la face génitale du repli primitif est couverte d'épithélium germinatif, toute la face interne du tube génital sera dans le même cas, et nous aurons un ovaire à canal central. Si une partie seulement de cette face est couverte d'épithélium germinatif, nous aurons un ovaire à canal latéral. Si l'épithélium germinatif est en partie mâle et en partie femelle, nous aurons un tube ovarique hermaphrodite.

L'ovaire de tous les poissons osseux se trouverait donc, à l'origine, dans le même état que celui que l'on rencontre chez les Murénoïdes; plus tard seulement il prendrait la forme tubuleuse.

Le développement nous semble plaider puissamment en faveur de l'idée de Brock. Nous l'adoptons donc en principe; nous n'avons qu'à y faire une légère modification.

En effet, d'après l'hypothèse de Brock, l'ovaire lamelliforme serait devenu tubuliforme en se repliant sur lui-même. L'organogénie nous apprend que les choses se passent autrement, que c'est par la formation et la fermeture d'un sillon sur la face externe du repli génital que celui-ci se transforme en tube. Mais on le voit, au fond l'idée de Brock est bien rapprochée de la vérité, et son hypothèse peut être considérée comme très heureuse.

Nous devons faire remarquer ici que la partie de la surface du repli génital qui devient la surface vasculaire (ou externe) de l'organe adulte comprend toute la face médiale du repli et une partie distale de la face externe.

Chez les Murénoïdes (Brock) la face externe du repli génital (celui-ci devient d'ailleurs l'ovaire adulte sans autre modification, par simple accroissement) est tout entière germinative; la région vasculaire, recouverte d'un endothélium, occupe seulement la face médiale.

L'appareil génital des Téléostéens commence par présenter

dans le cours de son évolution un état semblable à celui qui existe chez les Murénoïdes. Chaque glande est en effet constituée par une lamelle située sur les côtés du mésentère, et dépourvue de canal excréteur.

Ce n'est qu'ultérieurement que l'organe se complique pour devenir tubuleux et se munir d'un canal excréteur.

D'autre part, Brock (21*b*) a pu suivre le développement, excessivement lent d'ailleurs, des organes génitaux des Murénoïdes, et il n'a pu observer aucune trace de rétrogradation dans ces organes, ni aucun signe d'un canal excréteur qui aurait existé primitivement et se serait perdu par la suite.

Nous considérons donc comme un point démontré que la forme tubuleuse propre à la majorité des Téléostéens dérive d'une forme plus ancienne non tubuleuse (*).

Voici d'ailleurs comment nous pouvons reconstituer hypothétiquement l'histoire de l'appareil reproducteur des Téléostéens :

Chez les ancêtres de ces animaux, les ovaires étaient représentés par deux lamelles suspendues dans la cavité abdominale, de chaque côté du mésentère. Les œufs se produisaient sur toute la surface de ces lamelles, et tombaient librement dans la cavité du corps. Ils s'évacuaient au dehors par deux pores peritonéaux (indépendants ou confluents) et ils pouvaient, dans certains cas, être conduits vers ces pores par des cils vibratiles.

Parmi les poissons vivant actuellement, les *Cyclostomes* sont ceux qui se rapprochent le plus de cette forme ancestrale. Ils la réalisent à peu près littéralement.

Une première différenciation s'observe dans le mode de distribution de l'épithélium germinatif à la surface du pli génital. Cet épithélium s'est localisé sur la face externe de l'organe, la surface interne étant recouverte d'endothélium, constituant la face dite vasculaire. Cet état se retrouve encore aujourd'hui,

---

(*) Comme le fait remarquer Bridge (22), les Téléostéens chez qui cette forme primitive est conservée semblent inférieurs par l'ensemble de leur organisation, ce qui plaide encore en faveur de notre opinion.

modifié par quelques variations secondaires, chez les *Salmonides* et les *Murénoïdes*.

Chez les autres Téléostéens, on trouve une disposition encore beaucoup plus écartée du type primordial. Cette disposition a été probablement atteinte de la manière suivante :

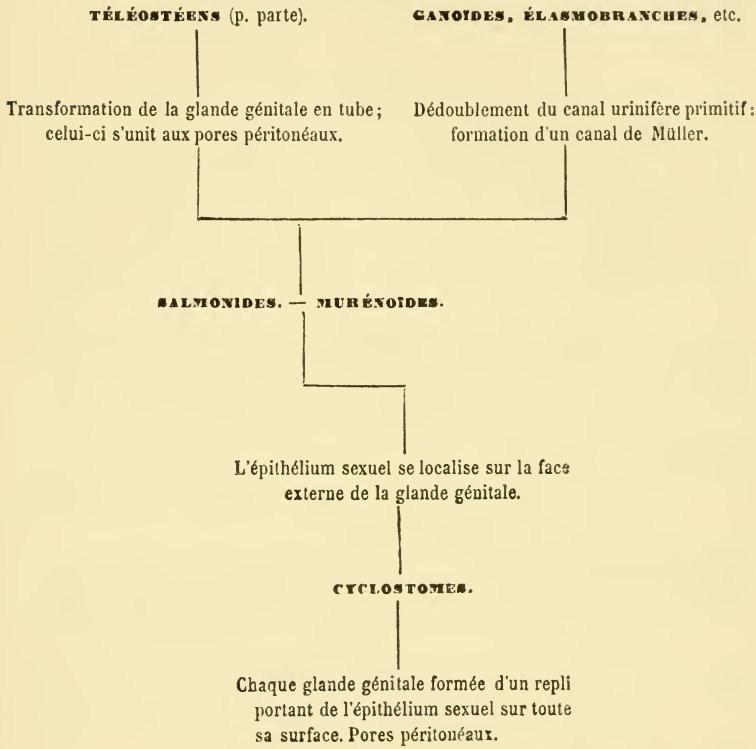
A l'origine, les œufs tombaient librement dans la cavité abdominale. A un moment donné, il s'est formé un sillon longitudinal sur la face externe de l'organe. Ce sillon a constitué une voie d'évacuation partielle pour les œufs. Ceux de ces éléments qui étaient engagés dans ce sillon auront été conduits sûrement et rapidement aux pores péritonéaux. Il sera donc allé en s'accroissant continuellement, en devenant de plus en plus profond. Les œufs qui se formaient dans le voisinage de ce sillon auront eu un avantage sur les autres au point de vue de l'évacuation, ce qui aura entraîné une localisation de l'épithélium sexuel à cet endroit, c'est-à-dire sur la partie proximale de la face externe du pli génital.

De même, un perfectionnement ultérieur aura consisté dans la localisation de l'épithélium sexuel sur les parois mêmes de ce sillon, c'est-à-dire à l'endroit le plus favorable possible au point de vue de l'évacuation. Plus tard encore, le sillon se sera transformé en tube en se fermant. La face interne de la paroi de ce tube aura continué seule à produire des œufs. Enfin, nous assistons à une dernière modification : la partie postérieure du tube s'est prolongée en arrière jusqu'aux pores péritonéaux et s'est réunie à ceux-ci. Nous sommes ainsi conduits à l'état qui se rencontre chez la plupart des Téléostéens.

D'autre part, la forme primitive, analogue à celle qui s'observe encore chez les Murénoïdes, etc., se sera modifiée dans un autre sens par la formation d'un canal de Müller, et sera passée ainsi à l'état qui s'observe chez les Ganoïdes et les Élasmobranches. Le pore péritonéal se sera encore conservé pendant longtemps, quoiqu'il n'ait plus aucun rôle à jouer (du moins au point de vue de l'évacuation des produits sexuels).

Nous avons représenté l'idée que nous nous faisons des rap-

ports de l'appareil reproducteur des Téléostéens par l'arbre généalogique suivant :



EXPLICATION DES PLANCHES.

Planche XXIX.

Fig. 1. Coupe transversale de l'ovaire d'un jeune *Scorpœna scropha* : *c.* enveloppe conjonctive de l'organe — *c'*, noyau conjonctif, formé de faisceaux de fibrilles rayonnantes s'engageant dans les lamelles ovariques, et de faisceaux longitudinaux dont on voit les coupes. Ce noyau conjonctif est pourvu de larges espaces lympathiques, — *v.* vaisseaux sanguins, — *m.* mesovarium, — *l.* limites des lamelles ovariques. Les lamelles adjacentes sont soudées dans leurs parties périphériques, mais encore séparées à leur base par des canaux *l'*.

Fig. 2. Portion de la surface d'une lamelle ovarique du même animal, vue en coupe : *o. o'. o''.* ovules arrivés à divers degrés de développement; *e.* cellule épithéliale.

Fig. 3. Portion de la figure 1re plus fortement grossie. Le mesovarium (*m*) et les vaisseaux sanguins (*v*) situés au niveau du hile suffisent à s'orienter. On voit comment l'épithélium cylindrique se modifie pour passer à la surface de la partie germinative de l'organe.

Fig. 4. Coupe transversale à travers la glande hermaphrodite du *Sargus annularis* (jeune) : *d.* canal déférent lacuneux; *o.* partie femelle; *t.* partie mâle de la glande; *o'.* ovules engagés dans la partie mâle; *od.* canal ovarique.

Fig. 5. Id. du *Serranus cabrilla*, faite au niveau de la partie postérieure, où la glande droite et la glande gauche sont réunies : *m.* insertion du mesovarium; *od.* canal ovarique; *t.* partie mâle de l'organe.

Fig. 6. Id. du *Box Salpa* : *t.* partie mâle; *df.* canal déférent ; *o.* ovaire; *od.* canal ovarique. La région *cc'* est couverte d'épithélium cylindrique.

Fig. 7. Portion de la figure précédente grossie, montrant le passage de la région à épithélium cylindrique à la région germinative.

Fig. 8. Portion de la partie mâle de la glande hermaphrodite du *Sargus annularis* : *e.* canalicules séminifères; *m.* cellules mâles; *o.* ovule déjà relativement avancé placé au milieu des cellules mâles.

Fig. 9. Coupe transversale de l'ovaire de l'*Hippocampe*; *c.* tunique conjonctive; *t.* points où se trouve localisé l'épithélium sexuel, à l'extrémité des lamelles. Une de celles-ci est enroulée en volute au centre de l'organe; *s.* point de soudure entre les deux lamelles; *m.* mesovarium.

Fig. 10. Coupe transversale de l'ovaire du *Syngnathus acus*. Les lettres ont la même valeur que dans la figure précédente. Il n'y a ici qu'une seule lamelle.

Fig. 11-16. Figures schématiques destinées à faire voir l'extension plus ou moins considérable de l'épithélium sexuel sur la surface interne de l'ovaire. Les lignes foncées représentent l'épithélium sexuel; les lignes fines correspondent aux parties qui ne sont pas le siège de la production d'ovules. Dans toutes les figures *c* représente la surface externe de la paroi de l'ovaire.

Fig. 11. Toute la surface interne est couverte d'épithélium sexuel : canal ovarique central. (Ex. : *Belone acus.*)

Fig. 12. Une partie de la surface interne est dépourvue d'épithélium sexuel : *canal ovarique périphérique.* (Ex : *Cyprinus.*)

Fig. 13. Une partie très considérable de la surface interne est dépourvue d'épithélium sexuel. Les lamelles ovariques sont entièrement couvertes de cet épithélium. (Ex : *Scorpœna.*)

Fig. 14. Même disposition que dans la figure précédente, mais la partie basilaire des lamelles ne porte plus d'épithélium sexuel. (Ex : *Ophidium barbatum.*)

Fig. 15. Ici l'épithélium sexuel n'occupe plus qu'une portion extrêmement réduite : l'extrémité de deux lamelles en est seule recouverte. (Cette disposition n'est connue jusqu'ici que chez l'*Hippocampe.*)

Fig. 16. Ici l'épithélium sexuel en est réduit à son minimum de développement Il se trouve relégué sur la crête d'une seule lamelle. (Ex : *Syngnathus.*)

Planche XXX.

Fig. 17. Coupe transversale d'un embryon d'*Hippocampe*, au niveau des organes génitaux.

c. corde dorsale.
v. vaisseau sanguin.
u. canal urinaire primitif.
s. cellule plate endothéliale.
cs. cellule sexuelle.
d. tube digestif.

Fig. 18. Coupe transversale d'un embryon de *Gobius?* au même niveau. Pour les lettres, voir figure 17.

Fig. 19. Première ébauche du repli génital, formé par la réunion de quelques cellules sexuelles. (Embryon d'*Hippocampe*); *g.* repli génital.

Fig. 20. Coupe transversale à travers un embryon de *Belone acus*; *g.* repli génital un peu plus avancé formé de cellules sexuelles, placées autour d'un noyau conjonctif; *cs.* cellules sexuelles qui n'ont pas pris part à la formation du repli sexuel.

Fig. 21. Repli sexuel plus avancé (*Belone*) : quelques cellules sexuelles ont immigré dans le noyau conjonctif; *m.* mésentère; *cc.* cellules conjonctives; *cs'.* cellules sexuelles ayant repris le caractère séreux. Pour les autres lettres, voir figure 17.

Fig. 22. Repli sexuel du *Syngnathe* à un stade correspondant à celui qui est représenté figure 21.

Mêmes lettres que pour les figures 17 et 21.

Fig. 23. Coupe transversale à travers un embryon d'*Hippocampe*, montrant la position asymétrique (constante) des organes sexuels.

Mêmes lettres que pour figure 17; *g.* repli génital.

Fig. 24. Repli génital du *Belone acus*. La face médiale (qui regarde le mésentère) est tournée vers le bas; la face externe est tournée vers le haut; l'extrémité adhérente est à droite; la même observation s'applique aux trois figures suivantes. *cs.* cellules sexuelles, disposées en épithélium sur la partie proximale de la face externe; *cs'.* cellules sexuelles immigrées dans le noyau conjonctif; *cc.* éléments conjonctifs; *s.* cellules plates.

Fig. 25. Id. un peu plus avancé.

Mêmes lettres que dans la figure 24; *oc.* sillon se creusant dans la région sexuelle.

Fig. 26. Id. plus avancé. Le sillon est devenu plus profond et s'étrangle au niveau de son entrée. (Dans cette figure et la suivante, les parties centrales du repli génital ne sont pas dessinées.)

Fig. 27. Id. plus avancé. Le sillon s'est fermé, et le repli génital s'est transformé en un tube, dont la lumière est tapissée par des cellules sexuelles. (La paroi de ce tube est formée par le noyau conjonctif de l'organe qui l'enveloppe de toutes parts, et la surface externe de cette paroi est recouverte de cellules plates.

Fig. 28-33. Ces figures représentent une série de coupes transversales à travers un embryon de *Belone acus*, de 50 millimètres de long. Pour l'explication détaillée de ces figures, voir pages 520-521.

Les lettres suivantes ont la même valeur dans toutes les figures :

a. anus.
d. tube digestif.
c. notocorde.
cp. cavité péritonéale.
g. repli génital.
n. centre nerveux.
r. rein.
u. canal urinaire primitif.
vu. vessie urinaire.

Fig. 34. Coupe du même genre, à peu près intermédiaire entre les figures 31 et 32, grossie.

On voit la soudure du tube digestif à la vessie en haut et à l'épiderme en bas; *d.* tube digestif; *vu.* vessie urinaire; *cl.* tissu conjonctif lâche.

LISTE

DES OUVRAGES CITÉS DANS LE COURS DE CE TRAVAIL.

---

1. Cavolini, *Ueber die Erzeugung von Fische und Krebse.* (Traduction allemande de Zimmerman, Berlin, 1792.)
2. Rathke, *Ueber die Geschlechtstheile der Fische. Neueste Schriften der Naturf. Gesellsch. zu Danzig.* Bd. I, Heft 3. Halle, 1834.
   — *Zur Anatomie der Fische.* Müller's Archiv, 1836.
   — *Beitr. z. Geschichte der Thierwelt, II.* Halle, 1824.
3. Treviranus, *Zeitschr. f. Physiologie,* Bd. II, Heft 1. Darmstadt, 1826.
4. Cuvier et Valenciennes, *Histoire naturelle des poissons,* t. I, p. 531. Paris, 1828.
5. J. Müller, *De glandularum secernentium structura penitiori.* Lipsiae, 1830.
6. Prévost, *De la génération chez le Séchot.* (*Mulus Gobio*). Ann. Sc. Natur. XIX, 1830.
7. Agassiz und Vogt, *Anatomie des Salmones;* Neufchâtel, 1845.
8. Owen, *Lectures on comparative anatomy and physiology of vertebrate animals.* London, 1846.
9. Cuvier et Duvernoy, *Leçons d'anatomie comparée,* 2e édition. Paris, 1846.
10. Hyrtl, *Beiträge zür Kentniss der Urogenitalorgane der Fische.* Denkschr. der Wien Akad. der Wissenschaften, 1850.
11. Costa, *Fauna del regno di Napoli,* 1850.
12. Lereboullet, *Recherches sur l'anatomie des organes génitaux des animaux Vertébrés.* Nov. act. Acad. Leop. Carol. 1851.
13. Siebold et Stannius, *Traité d'anatomie comparée,* trad. franç. — Encyclop. Roret.
14. Martin-Saint-Ange, *Étude de l'appareil reproducteur dans les cinq classes d'animaux Vertébrés.* Paris, 1854.
15. Dufossé, *De l'hermaphrodisme chez le Serran.* Ann. Sc. Natur, 1856.

16. Leydig, *Histologie comparée.* (trad. franç.).

17. Vogt und Pappenheim, *Des organes de la génération des poissons.* Ann. Sc. Natur. IVe série, t. 2, 1859.

18. Waldeyer, *Eierstock und Ei,* 1870.

19. His, *Untersuch. über das Ei und die Eientwickel. bei Knochenfischen.* Leipzig, 1873.

20. Syrski, *De piscium osseorum organis genitalibus.* Kosmos, I. Lemberg, 1876.

21*a*. Brock, *Beitr. z. Anat. u. Histologie d. Geschlechtstheile der Knochenfische.* Morph. Jahrb. Bd. IV, Heft 4, 1878.

21*b*. Brock, *Untersuchungen über die Geschlechtsorg. einiger Muræ-noïden.* — Mittheil. Zool. Stat. Neapel. Bd. II. Hft. 4.

22. T. W. Bridge, *Pori abdominales of Vertebrata.* Journ. of anat. and phys., t. XIV, 1879.

23. Balfour, *Comparative embryology.*, t. II, p. 580.

23*bis*. Balfour, *A monogr. of the development of Elasmobranch fishes.* London, 1879.

24. Leydig, *Die einheimischen Saurier,* 1872.

25. Max Braun, *Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien.* Arbeiten aus dem zool. zoot. Institut. Würzburg, 1877.

26. Balbiani, *Leçons sur la génération des Vertébrés,* 1879.

27. Mathias Duval, *Recherches sur la spermatogenèse étudiée chez quelques Gastéropodes pulmonés.* — Revue des sciences naturelles, t. VIII, (pl. X. fig. 1, 3, 5, etc.).

28. Giesbrecht, *Zur Schneide-Technik;* zool. Anzeiger, n° 92. (Sept. 1881.)

29. Nussbaum, *Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich.* Bonn, 1880.

30. Kolessnikow, *Ueber die Eientwickelung bei Batrachiern und Knochenfischen.* Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XV, p. 382.

SUR

LES RELATIONS DES PLATYELMES

AVEC

LES COELENTÉRÉS D'UN COTÉ ET LES HIRUDINÉES DE L'AUTRE.

PAR

le Docteur Arnold LANG.

Lors du séjour de M. le professeur Éd. Van Beneden à la Station zoologique de Naples, j'ai eu l'occasion de lui parler à différentes reprises des opinions que je m'étais formées, à la suite d'une série de recherches morphologiques, sur la phylogénie des Platyelmes, et sur les relations remarquables, que quelques-uns d'entre eux présentent avec les Hirudinées. M. Van Beneden m'engagea à publier dans les *Archives de Biologie*, qu'il publie avec M. Van Bambeke, un exposé des faits sur lesquels j'avais basé ma manière de voir. Diverses circonstances m'ont empêché de terminer mon manuscrit aussitôt que je l'eusse désiré.

Je rappellerai tout d'abord que, dans mon mémoire sur la *Gunda segmentata*, j'ai proposé de dissoudre l'ordre des Turbellariés et d'en faire trois nouveaux ayant chacun une valeur égale à celui des Trématodes, des Cestodes et des Némertiens. J'ai proposé pour ces ordres les noms suivants : 1° ordre des *Polyclades* (Turbellariés dendrocœles digonopores); 2° ordre des *Triclades* (Turbellariés dendrocœles monogonopores) et enfin 3°, ordre des *Rhabdocœles*.

Les Polyclades considérés comme des Cténophores rampants.

Si l'on admet l'opinion très généralement répandue que parmi les différents groupes des Platyelmes l'ancien ordre des Turbellariés forme le point de départ de tous les autres, il faut se demander quels sont, parmi ces derniers, les formes les plus primitives. On a répondu à cette question que les Rhabdocœles constituent, dans l'embranchement des vers, les êtres les plus simples, ceux qui se rapprochent le plus des Infusoires. Cette idée ne peut plus être admise aujourd'hui. Nous savons en effet que les Infusoires sont des organismes unicellulaires et que, dans le cours de leur développement ontogénique, il ne se produit pas de fractionnement, qu'il ne se forme pas de larve équivalente à la *Gastrula*. Tous les Rhabdocœles, au contraire, sont des êtres pluricellulaires, composés de tissus différenciés; ils se développent à la suite d'un fractionnement de l'œuf fécondé dont le résultat immédiat est la formation de feuillets embryonnaires.

D'ailleurs, si les Rhabdocœles sont les formes les plus simples de la classe de Platyelmes, cette simplicité de l'organisation peut avoir été acquise secondairement et n'être que le résultat de la dégradation progressive d'une organisation jadis plus compliquée. Je suis disposé à croire, pour ma part, que les Rhabdocœles proviennent des Polyclades, après avoir passé peut-être par des formes voisines des Triclades. Je crois que c'est dans les Polyclades qu'il faut chercher la souche de tous les autres Platyelmes; je le crois parce qu'il me parait possible de rattacher l'organisation de ces Vers à celle des Cténophores et d'expliquer les différences, qui distinguent ces deux groupes, par la différence remarquable de leur manière de vivre. Je le crois enfin, parce que cette hypothèse permet de comprendre beaucoup plus facilement l'organisation des autres Platyelmes.

---

(1) J'ai publié récemment dans les *Mittheilungen aus der Zool.-Station zu Neapel* (Bd. III. Heft I) un mémoire sur la *Gunda segmentata* dont l'étude révèle d'une manière frappante des liens de parenté évidents entre les Planaires marines et les Hirudinées.

Kowalewsky, dans une note préliminaire récemment publiée, a décrit sous le nom de *Cœloplana Metschnikowii* un animal fort curieux, qu'il estime être une forme de passage entre les Cténophores et les Planaires. J'ai exposé ailleurs les raisons qui m'empêchent de partager cette opinion et qui me font penser, que la *Cœloplana* est un vrai Cténophore rampant. Cependant il est de la plus haute importance d'avoir pu constater, dans le groupe même des Cténophores, quelles sont les modifications que subit l'organisation de ces animaux à la suite de l'adaptation à la locomotion rampante. Ce qui nous frappe en premier lieu c'est que le corps de la *Cœloplana* est tout à fait aplati comme celui des Planaires. Les petites plaques natatoires qui, dans les Cténophores pélagiques, sont disposées d'une manière si caractéristique en huit séries méridiennes, font complètement défaut ici. Le corps est uniformément revêtu de cils vibratiles, absolument comme chez les Planaires. Je regrette vivement que Kowalewsky ne nous ait pas encore donné de renseignements sur les systèmes musculaires et nerveux de son animal. Il faut que, dans la *Cœloplana*, la disposition des muscles et des nerfs ait subi de profondes modifications; car l'organisation que présentent ces appareils chez les Cténophores pélagiques n'est pas du tout appropriée à la vie rampante.

La circonstance que les caractères extérieurs si particuliers qu'a affectés la *Cœloplana* par le seul fait de son adaptation à un genre de locomotion différent de celui de la plupart des Cténophores démontre que nous n'avons pas grande importance à accorder à ces caractères dans la comparaison que nous allons faire entre les Cténophores et les Polyclades. Nous pourrons attacher d'autant plus de valeur aux analogies remarquables que montrent ces deux groupes, quand on considère les traits principaux de leur organisation interne.

Pour justifier le rapprochement, parlons d'abord du système *gastrovasculaire.*

Dans les Cténophores (fig. 1) la bouche située au pôle opposé à celui qui est caractérisé par la présence de l'otolithe (*Sinnes-*

körper, *k*), conduit d'abord dans une cavité formée par une invagination de l'ectoderme et appelée estomac (*a*).

Sur la paroi de cette cavité il y a parfois des protubérances (*b*), qui font saillie dans la cavité même.

Toujours chez les Polyclades la bouche se trouve primitivement à l'extrémité postérieure du corps. Ce n'est que secondairement qu'elle change de place et qu'elle se rapproche de l'extrémité antérieure, où se trouvent (fig. 2) le cerveau (*gh*) et les organes de sens. Il y a donc lieu de distinguer chez les Cténophores, aussi bien que chez les Polyclades, deux pôles opposés du corps, le pôle oral et le pôle apical ou sensitif.

Le corps des Polyclades est aplati parallèlement à l'axe qui passe par ces deux pôles et qui est l'axe principal. Dans la *Cœloplana*, au contraire, le corps est aplati perpendiculairement à cet axe. Les Polyclades rampent, le pôle apical en avant; ce dernier correspond donc à ce qu'on appelle ordinairement l'extrémité antérieure du corps. La bouche de ces animaux, qui, comme nous venons de le dire, est placée à l'extrémité postérieure, conduit comme chez les Cténophores dans une cavité revêtue par l'ectoderme (fig. 1 et 2 *a*). Cette cavité n'est autre chose que la poche du pharynx. Sur sa paroi est inséré un ruban musculeux (*b*) qui parcourt la circonférence de la cavité et forme une espèce de diaphragme. C'est le pharynx des Polyclades qui peut être comparé aux protubérances de l'estomac des Cténophores et au pédoncule buccal des Méduses.

Chez les Cténophores, l'estomac s'ouvre dans une seconde cavité dont les parois sont formées par l'endoderme et que l'on appelle généralement cavité en entonnoir (fig. 1. *c*).

Chez les Polyclades nous trouvons une disposition tout à fait analogue. Chez ces animaux la poche du pharynx s'ouvre également dans une seconde cavité, formée par l'endoderme et que l'on peut appeler cavité intestinale (fig. 2, *c*). C'est dans cette cavité qu'aboutissent les canaux gastrovasculaires aussi bien dans les Cténophores que dans les Polyclades. On peut, dans les deux groupes, distinguer deux espèces de ces canaux. Il y a d'abord un canal impair, qui part de l'extrémité apicale de la

cavité intestinale ou de l'entonnoir et se dirige vers le pôle apical du corps (*i*). Ce canal se subdivise et chez les Cténophores, s'ouvre à l'extérieur au moyen de deux pores excréteurs (*m*) situés au pôle apical. Dans les Polyclades adultes il n'existe pas de tels pores, mais dans un certain stade larvaire le diverticule médian et antérieur de l'intestin communique avec le milieu ambiant au moyen d'une ouverture vibratile passagère, située à l'extrémité apicale du corps (*m*).

La seconde catégorie de canaux gastrovasculaires consiste dans les canaux latéraux (*e*), qui aboutissent à la cavité de l'entonnoir ou intestinale. Chez les Cténophores ces canaux sont ordinairement au nombre de quatre. Chacun d'eux se bifurque de sorte qu'il en résulte huit canaux secondaires (*f*) qui se dirigent vers les huit séries de plaques natatoires, pour y aboutir dans des canaux périphériques (*g*), situés sous ces rangées. Indépendamment de ces canaux, il en existe encore deux autres(*d*), qui, partant de l'entonnoir, se dirigent vers le pôle oral du corps et se terminent dans le voisinage de la base des tentacules protractiles.

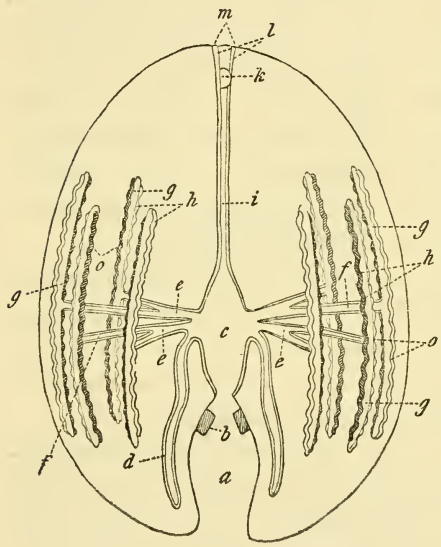


Fig. 1.

Chez les Polyclades aussi il y a plusieurs paires de canaux latéraux (*e*), qui, partant de la cavité intestinale, se subdivisent ensuite et se répandent dans les régions latérales et postérieure du corps.

Le système excréteur. — Dans les Cténophores les deux pores,

par lesquels le canal gastro-vasculaire impair s'ouvre à l'extérieur, sont considérés comme des pores excréteurs. On ne connaît pas d'autres organes d'excrétion dans ce groupe. Les Polyclades possèdent des pores excréteurs tout à fait semblables. Je ne parle pas ici de l'ouverture du diverticule antérieur et médian de l'intestin, qui n'est que passagère; mais j'attache une importance particulière au fait suivant, que j'ai pu constater d'une manière tout à fait positive, c'est que dans certains Polyclades, les ramifications de l'intestin envoient des prolongements vers la surface du corps, où ils s'ouvrent à l'extérieur par des pores excréteurs. Ces pores, ou bien se trouvent répandus en grand nombre sur toute la surface dorsale du corps, comme c'est le cas dans la *Planaria aurantiaca, delle Chiaje,* ou ils se limitent au bord latéral du corps, comme dans un nouveau genre fort intéressant de la famille des Procérides. Nous constatons, dans ce dernier cas, une analogie complète avec les pores excréteurs, qui se trouvent au bord de la cloche de certaines Méduses.

Le système aquifère caractéristique des autres Platyelmes n'existe pas encore dans les Polyclades. Les organes de sécrétion de ces animaux sont formés d'après le type de ceux des Cœlentérés: l'excrétion dans les deux groupes s'exécute au moyen de diverticules de l'intestin qui s'ouvrent à l'extérieur.

Les organes génitaux. — Les Cténophores sont hermaphrodites. Leurs produits sexuels se développent dans les parois des canaux gastrovasculaires, plus spécialement dans les canaux, qui suivent le trajet des séries de plaques vibratiles. Ils occupent, dans ces parois, une position tout à fait caractéristique, les organes mâles (*h*) et femelles (*o*) étant disposés en deux rangées opposées l'une à l'autre dans les mêmes canaux gastrovasculaires.

Le mode de développement des produits sexuels n'est pas encore élucidé d'une manière positive. D'après Chun ils se développeraient aux dépens de cellules épithéliales des canaux mêmes, par conséquent ils proviendraient de l'endoderme. R. Hertwig professe une autre opinion. Cet auteur soutient que la position des organes sexuels dans les parois des canaux gastrovasculaires

n'est que secondaire et qu'ils sont formés primitivement par des cellules de l'ectoderme.

De même que les Cténophores, les Polyclades sont hermaphrodites. Dans la plupart des genres les organes sexuels montrent une position caractéristique relativement aux diverticules de l'intestin (canaux gastrovasculaires). Les ovaires (fig. 2, *o*) en effet se trouvent au côté dorsal, les testicules (*h*), au contraire, au côté ventral des diverticules. Les uns aussi bien que les autres se développent (ce que je démontrerai dans la monographie de ce groupe que je compte publier dans la *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*) aux dépens de l'épithélium de ces diverticules, c'est-à-dire du feuillet interne. Il n'y a pas encore, chez les Polyclades, de deutoplasmigènes distincts des ovaires comme c'est le cas chez tous les autres Platyelmes, à l'exception des Némertiens. Ce fait contribue, de son côté, à rendre plausible notre opinion sur la position systématique des Polyclades.

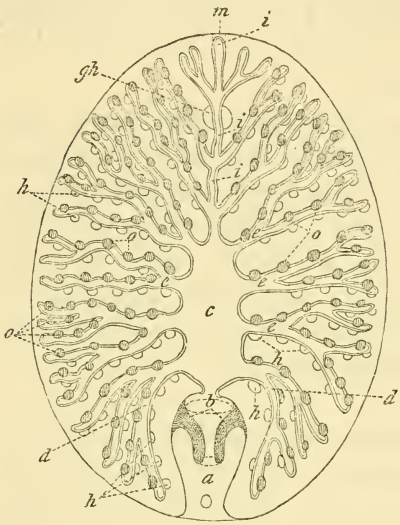


Fig. 2.

Si, de ce que nous venons d'exposer il résulte une forte analogie dans la morphologie des ovaires et des testicules des Cténophores d'un côté et des Polyclades de l'autre, il n'en est pas de même pour le mode d'évacuation des produits sexuels mûrs. Dans les Cténophores, en effet, les œufs et les spermatozoaires tombent dans la cavité des canaux gastrovasculaires, d'où ils sont transportés, d'abord dans l'entonnoir, puis dans l'estomac. De l'estomac ils sont rejetés par la bouche et la fécondation se fait dans l'eau de mer. Les Polyclades, au contraire, exécutent une copu-

lation; ils possèdent pour cela des organes spéciaux, qui se mettent en communication avec les ovaires et les testicules au moyen de prolongements d'apparence canaliculaire. Cependant il faut noter que de semblables canaux se rencontrent aussi dans l'embranchement des Cœlentérés. Les Acalèphes nous en présentent des exemples.

Le système musculaire. — L'arrangement des muscles dans le corps des Cténophores est différent de celui de ces éléments chez les Polyclades; mais il me paraît que cette différence peut parfaitement bien s'expliquer par le mode de locomotion tout à fait différent dans les deux groupes. Ce qui est plus important, c'est que le caractère histologique des éléments musculaires est identique. En effet les deux groupes nous présentent des muscles essentiellement mésenchymateux (Hertwig).

Le système nerveux. — Si les observations et les opinions de M. Hertwig sur le système nerveux des Cténophores sont exactes (on sait qu'elles diffèrent beaucoup de celles de Chun), ce système d'organes se constituerait, chez ces animaux, de trois parties différentes :

1° d'un plexus nerveux répandu dans le mésenchyme ;

2° d'organes de sens ectodermiques ;

3° d'un plexus ectodermique dans lequel on distingue surtout huit traînées de fibres nerveuses, situées sous les séries de plaques natatoires.

Or, dans mes recherches sur le système nerveux des Platyelmes j'ai constaté que dans le système nerveux des Polyclades on peut distinguer également trois parties analogues à celles des Cténophores, c'est-à-dire :

1° Un plexus nerveux qui se rattache à la musculature mésenchymateuse, et qui provient probablement de cellules du mésenchyme;

2° Des organes de sens et des nerfs sensibles d'origine évidemment ectodermique;

3° Un système de troncs nerveux, situés dans le mésenchyme,

mais provenant de l'ectoderme (fig. 3). Parmi ces troncs réunis partout entre eux par des anastomoses et des commissures, il en est huit, qui sont plus forts que les autres. Ils se réunissent en un centre nerveux auquel viennent également aboutir les nerfs sensibles.

Il existe donc dans le système nerveux des Polyclades une centralisation, que l'on n'observe pas encore dans les Cténophores. Chez ces derniers les trois parties du système nerveux sont encore indépendantes les unes des autres. Indépendamment de cela il existe une différence remarquable dans l'arrangement de chacune des trois parties et dans leur structure intime. Cependant, si l'on considère que la disposition des nerfs moteurs est toujours nécessairement en rapport avec la distribution des muscles, il n'est pas difficile de concevoir que l'arrangement en couches des muscles des Polyclades, arrangement devenu nécessaire par le mode de locomotion, ait eu pour résultat une disposition semblable des nerfs. Et comme l'action musculaire des Polyclades, pour produire les mouvements bien connus du corps de ces animaux, doit être harmonieuse, il est nécessaire qu'elle soit réglée et dirigée uniformément par un centre nerveux. *Cavité du corps.* — Dans les Cténophores et les Polyclades il n'existe pas de cavité du corps séparée de l'intestin. Il n'y a ni cavité, ni lacunes, ni vaisseaux sanguins entre l'ectoderme et l'entoderme; tout cet espace est rempli par des tissus mésenchymateux, qui contiennent quelques organes dérivés soit du feuillet interne, soit du feuillet externe (organes sexuels, troncs nerveux des Polyclades). Il y a lieu de croire que le système gastrovasculaire de ces animaux représente morphologiquement et l'intestin et la cavité du corps.

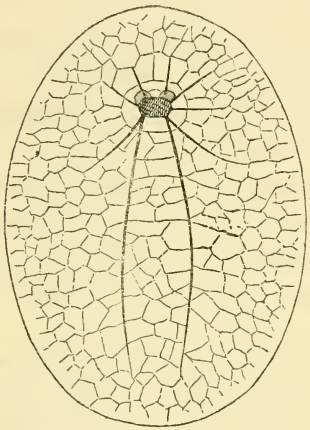


Fig. 3.

Leuckart a le premier émis cette opinion qui ensuite a été acceptée par Metschnikow, Selenka, A. Agassiz et Chun pour les Cténophores et par Huxley pour les Cténophores et les Platyelmes. En effet, les diverticules de l'intestin de ces animaux présentent dans leurs relations avec le système excréteur et les organes sexuels une analogie remarquable avec les diverticules de l'intestin, qui forment l'entérocœle des animaux supérieurs.

Développement. — M. Selenka, dans une Note récemment publiée, appelle l'attention des naturalistes sur le fait que les premiers stades du développement des Cténophores et des Polyclades se ressemblent beaucoup. Il démontre que, d'après les observations de Hallez et les siennes propre l'embryon des Polyclades est d'abord radiaire et qu'il ne devient bilatéral que plus tard, à la suite de la différenciation d'une face ventrale et d'une face dorsale. Mes propres observations ont fourni le même résultat.

M. Selenka a été tellement frappé par les points de ressemblance dans le développement des Cténophores et des Polyclades qu'il exprime l'opinion qu'il pourrait exister une parenté assez intime entre les Turbellariés et les Cténophores. Mais d'après lui ce seraient les Rhabdocœles qui s'approcheraient le plus des Cténophores. Il y a là une différence importante entre son opinion et la mienne. J'en parlerai plus longuement dans la Monographie des Polyclades.

Polyclades et Triclades.

Les Triclades (Planaires monogoropores) forment, dans la classe des Platyelmes, un ordre tout aussi naturel que celui des Polyclades, Trématodes, etc. Ils présentent des différences tout à fait caractéristiques qui les distinguent des Polyclades, ce qui, du reste, n'empêche pas de supposer qu'ils dérivent en réalité de ces derniers.

J'ai démontré dans mon mémoire sur la *Gunda segmentata*,

que l'organisation des Triclades s'explique assez bien par réduction des parties latérales du corps arrondi des Polyclades et par une réduction correspondante du nombre, suivi d'une simplification de la distribution topographique de certains organes.

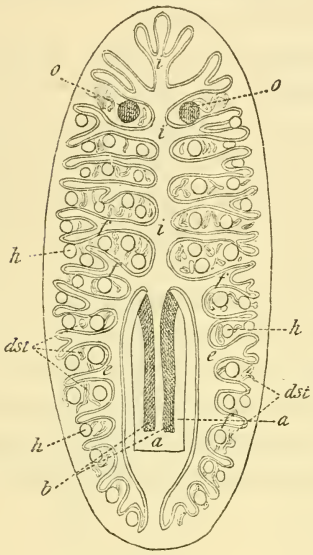


Fig. 4.

Dans les Triclades (fig. 4), le pharynx (*b*) acquiert une forme cylindrique; au lieu de conduire dans une cavité correspondante à la cavité de l'entonnoir des Cténophores il s'ouvre directement dans les branches de l'intestin (*i*, *e*) (canaux gastro-vasculaires). Des nombreux diverticules de l'intestin des Polyclades on ne retrouve chez les Triclades qu'un diverticule antérieur et médian (*i*) et deux diverticules latéraux qui s'étendent à droite et à gauche du pharynx, jusqu'à l'extrémité postérieure du corps (*e*). De ces trois diverticules ou branches primaires de l'intestin partent des branches secondaires (*f*) qui sont beaucoup plus courtes et moins ramifiées que dans les Polyclades

Le système excréteur de la plupart des Triclades n'a pas été étudié assez complètement pour qu'il soit possible de le comparer avec les organes d'excrétion des Polyclades. Je l'ai examiné dans la *Gunda segmentata* et j'en parlerai plus loin, quand je décrirai l'organisation si intéressante de cet animal.

Les organes sexuels diffèrent notablement de ceux des Polyclades. Les ovaires se sont différenciés en ovaires proprement dits (*Keimstöcke*) et en deutoplasmigènes. Les ovaires (*o*) sont toujours au nombre de deux, tandis que les deutoplasmigènes (*dst*) sont répandus dans tout le corps de l'animal. Les testicules (*h*)

rappellent ceux des Polyclades; leur nombre est cependant réduit. Tous ces organes se trouvent toujours dans les intervalles entre les ramifications de l'intestin et se développent, comme dans les Polyclades aux dépens de l'épithélium de ces diverticules.

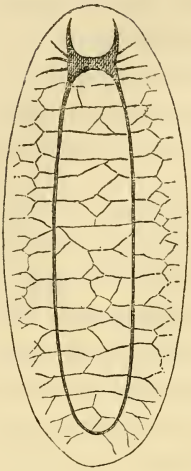


Fig. 5.

Le système musculaire n'offre aucune différence essentielle qui permette de le distinguer de celui des Polyclades. Il n'en est pas de même pour le système nerveux (fig. 5). En effet, toutes les parties latérales du système nerveux des Polyclades sont ici fortement réduites. Des huit troncs nerveux principaux, que l'on observe dans les premiers, il n'y en a plus que deux qui soient bien développés : ce sont les troncs longitudinaux postérieurs. Le système d'anastomoses et de commissures se limite à ces deux troncs. Le cerveau est toujours situé à l'extrémité antérieure du corps.

De l'existence de formes segmentées dans l'ordre des Triclades.

Différents auteurs ont cru trouver dans certains groupes de Platyelmes des traces plus ou moins manifestes d'une véritable segmentation. Ainsi Hubrecht, dans ses excellentes recherches sur les Némertiens, a démontré qu'il y a quelques organes vraiment segmentés chez ces animaux.

Graff et Kennel ont prouvé, de leur côté, le même fait pour le système nerveux de certains Triclades. Moi-même, j'ai eu l'occasion de constater qu'un Triclade marin fort curieux, découvert par M. Metschnikow et appartenant au genre *Gunda*, O. Sch., présente, dans tous ses organes, une segmentation remarquable,

sans perdre pour cela, en aucune façon, l'organisation caractéristique des Triclades.

Voici les traits principaux de l'anatomie de ce Ver, que j'ai appelé *Gunda segmentata.*

L'appareil gastrovasculaire ou cœlentérique est formé d'après le type réalisé chez les autres Triclades. Cependant les diverticules secondaires de l'intestin sont disposés tout à fait régulièrement (fig. 6). Ils sont presque toujours simples, c'est-à-dire sans ramifications. Leur nombre est le même chez les différents individus et le nombre des diverticules du côté gauche de l'animal correspond à celui du côté droit. Les diverticules des deux côtés sont opposés les uns aux autres.

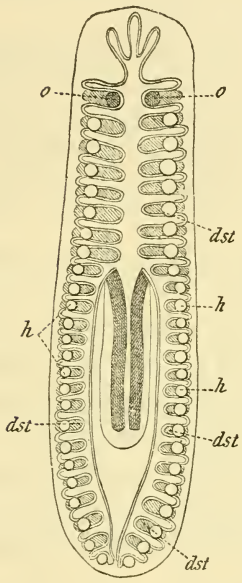


Fig. 6.

Si l'on imagine que les diverticules se détachent de l'intestin, ils constitueront à droite et à gauche de l'intestin une série de cavités disposées par paires et présentant entre elles aussi bien qu'avec le tube digestif les mêmes rapports que les segments de l'entérocœle des Métazoaires segmentés.

Les organes sexuels de la *Gunda segmentata* se composent, comme dans les autres Triclades, des ovaires, des deutoplasmigènes et des testicules.

Les ovaires (*o*) sont au nombre de deux. Ils sont placés à droite et à gauche dans le dissépiment, qui sépare la première paire de diverticules de la seconde, en arrière du cerveau.

Une paire de deutoplasmigènes (*dst*) correspond à chaque segment de l'intestin. Les organes n'existent, comme du reste tous les organes génitaux, que dans la région située en arrière du cerveau. Dans chaque paire de dissépiments il y a une paire de deutoplasmigènes ; le segment ovarien ne fait pas exception. Il y a, en d'autres termes, vingt-cinq paires de deutoplasmigènes,

correspondant aux vingt-cinq paires de septa et aux vingt-cinq paires de diverticules secondaires (diverticules cœlomatiques) de l'intestin.

La segmentation, si manifeste dans toute l'organisation de la *Gunda* se montre aussi dans la constitution de l'appareil sexuel mâle. Il y a un testicule dans chaque dissépiment (*h*) à l'exception des deux premiers, qui renferment les deux ovaires.

J'ai fixé tout particulièrement mon attention sur le système excréteur de la *Gunda segmentata* et j'ai pu constater, d'une manière positive, l'existence dans cet animal des parties caractéristiques, qui, d'après les excellentes recherches de Fraipont, confirmées par Pintner, composent le système excréteur des Trématodes et des Cestodes.

En effet, on distingue, dans le système aquifère de la *Gunda segmentata*, trois parties différentes, savoir :

1° Quatre gros canaux longitudinaux qui s'anastomosent les uns avec les autres et s'ouvrent à l'extérieur par des pores situés sur la face dorsale du corps. Il est plus que probable que ces pores correspondent aux segments de l'animal, de sorte que sur chaque segment on compte deux pores. (Il y a cependant assez souvent deux pores d'un coté au lieu d'un seul). Il n'existe pas de vésicule terminale dans laquelle viendraient aboutir les gros canaux.

Les gros canaux et leurs orifices extérieurs ne se rencontrent pas dans la tête de l'animal (région antérieure du corps), qui contient le cerveau et qui s'étend jusqu'au premier vrai segment;

2° La seconde partie de l'appareil excréteur est formée par le système des fins canalicules. Ces fins canalicules sont ramifiés ; mais on n'observe jamais d'anastomoses entre eux. Ils ne s'ouvrent dans les gros canaux qu'en peu d'endroits au moyen de canalicules collecteurs.

Les terminaisons des branches du système des fins canalicules sont formées par les « entonnoirs ciliés ». Chaque entonnoir cilié est formé, d'après mes recherches, d'une seule cellule creuse et renfermant dans sa cavité, qui se continue dans le fin canalicule, une flamme vibratile. Le protoplasme de la cellule présente des

vacuoles, dont le contenu, que je considère comme un produit de sécrétion et qui est un liquide clair, s'évacue de temps en temps dans la cavité, d'où il est éconduit dans les canalicules.

Le protoplasme des cellules en entonnoir se prolonge, par de fines ramifications qui se rencontrent et qui s'anastomosent les unes avec les autres.

Ce système d'anastomoses correspond sans doute au système lymphatique lacunaire, décrit par M. Fraipont. Les ramifications des cellules en entonnoir qui se trouvent dans le mésenchyme s'anastomosent de même avec des ramifications de cellules tout à fait semblables qui appartiennent à la paroi des diverticules de l'intestin et qui, par conséquent, sont endodermiques. Ce fait nous autorise à considérer également les cellules en entonnoir disséminées dans le mésenchyme comme des cellules endodermiques, mais qui se sont séparées de l'intestin et n'y restent attachées que par les prolongements sus-mentionnés.

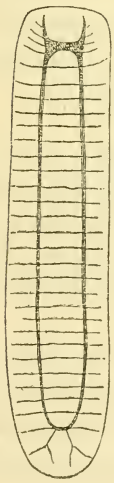


Fig. 7.

Nous arrivons ainsi à la conclusion que le système excréteur de la *Gunda segmentata* est formé par des canaux qui mettent en communication des cellules de l'endoderme avec l'extérieur. Il est possible, dès lors, de comparer le système excréteur ou aquifère des Triclades avec celui des Polyclades, qui consiste en un système de canaux dépendant du tube digestif et qui s'ouvrent à l'extérieur par des orifices distincts. Ce serait évidemment là l'origine de l'appareil urinaire des Platodes.

Le système nerveux de la *Gunda segmentata* (fig. 7) montre une organisation fort remarquable. Le système des commissures et anastomoses entre les deux troncs longitudinaux des Triclades s'est réduit, chez la *Gunda*, au point qu'il n'existe plus chez cet animal que des commissures transversales simples dont le nombre correspond exactement à celui des segments du corps. Il existe une commissure semblable dans chaque segment. Le cerveau situé dans la tête

de l'animal est formé de trois parties savoir : une partie dorsale et antérieure qui ne donne naissance qu'aux nerfs sensibles et que j'ai comparée au ganglion céphalique supérieur des Hirudinées; ensuite une partie ventrale et postérieure appliquée intimement contre la première. Cette partie que j'ai comparée au ganglion céphalique inférieur des Vers supérieurs, donne naissance aux deux troncs nerveux latéraux. Enfin la troisième partie est formée par deux commissures latérales, qui, l'une à gauche, l'autre à droite, réunissent les deux premières parties. Ces deux commissures doivent être comparées à la commissure céphalique des vers supérieurs. En effet, si l'on s'imagine que la bouche et le pharynx de la *Gunda* se déplacent de façon à gagner la partie antérieure du corps, il est clair que la partie ventrale du cerveau, homologue des premiers ganglions des troncs longitudinaux, restera ventrale et que la partie dorsale, étant liée intimement aux organes de sens, restera dorsale. Dans ce cas, c'est-à-dire, si le pharynx vient à diviser les deux parties du cerveau, sa partie dorsale prendra tous les caractères morphologiques et physiologiques des ganglions céphaliques des Vers supérieurs et les deux commissures latérales deviendront la commissure céphalique.

Le système musculaire. — Dans la *Gunda segmentata* quelques-unes des couches musculaires des autres Triclades font défaut. Il n'y a, chez cet animal, sous l'épithélium tégumentaire, que deux couches musculaires, dont l'externe se compose de fibres transversales, tandis que l'interne est formée par des fibres longitudinales.

Les fibres musculaires dorso-ventrales traversent les espaces situés entre les diverticules de l'intestin et sont réparties, d'une manière tout à fait régulière, ce qui se comprend facilement, si l'on se rappelle que ces diverticules eux-mêmes sont disposés régulièrement.

Dans les jeunes individus qui n'ont pas encore leurs organes sexuels développés les muscles dorso-ventraux forment presque exclusivement les dissépiments qui séparent entre eux les diverticules cœlomatiques.

Le parenchyme du corps est extrêmement peu développé. Il consiste en un tissu conjonctif réticulé, qu'on a peine à retrouver entre les différents organes du corps.

Il n'y a de vaisseaux sanguins ni chez la *Gunda segmentata*, ni chez les autres Triclades. Il n'y a non plus ni cavités ni lacunes quelconques entre l'épithélium tégumentaire et celui de l'intestin, à l'exception, cela va sans dire, des canaux aquifères, des oviductes et des canaux déférents. Il n'existe, en d'autres termes, ni cavité du corps provenant de l'intestin (entérocœle) ni système de lacunes mésenchymateuses (schizocœle, Hertwig).

Les Hirudinées et les Triclades.

L'organisation de la *Gunda segmentata* présente des traits d'analogie frappants avec celle de certaines Hirudinées, surtout des Rhynchobdellides : Le pharynx de ces animaux (fig 8, *b*) est contenu, comme celui des Triclades, dans une cavité particulière (*a*). L'intestin (*i*) présente des diverticules, qui sont toujours disposés par paires et dont le nombre est constant dans la même espèce. Les deux derniers diverticules (*e*) sont toujours beaucoup plus longs que les autres et présentent souvent, du côté extérieur, des diverticules secondaires. On peut les comparer aux deux branches latérales et postérieures de l'intestin des Triclades. Les diverticules de l'intestin des Hirudinées correspendent aux segments du corps comme dans la *Gunda segmentata*.

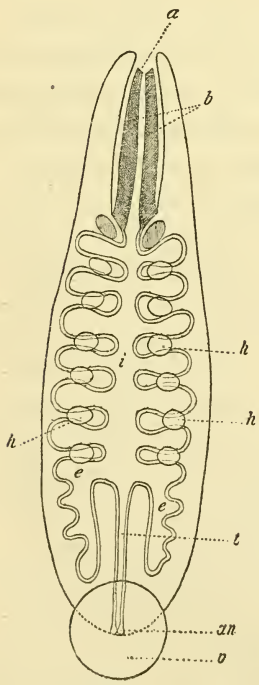


Fig. 8.

Outre les parties ci-devant mentionnées, qu'on retrouve dans les Triclades, l'intestin des Hirudinées pos-

sède des particularités, qu'on doit considérer comme de nouvelles formations. Tels sont l'intestin terminal (*t*) et l'anus (*an*), situé à l'extrémité postérieure du corps du coté dorsal de la grande ventouse (*v*).

Le système excréteur des Hirudinées est formé d'appareils disposés par paires, correspondants aux segments de l'animal. Chaque appareil est formé de trois parties. La première partie, qui s'ouvre à l'extérieur, est un canal simple, formé de cellules perforées (comme c'est le cas aussi chez les Triclades). On peut la comparer aux gros canaux du système excréteur des Triclades. La circonstance qu'ici le canal n'est plus en communication ni avec le même canal de l'autre côté de l'animal ni avec ceux des autres segments n'empêche nullement d'établir ce rapprochement. La seconde partie est formée par un prolongement du même canal, dans lequel aboutissent en peu d'endroits de fins canalicules ramifiés ; ceux-ci sont formés, de leur côté, de cellules perforées et correspondant parfaitement aux fins canalicules des Platyelmes. Cependant dans les Hirudinées, ces canalicules ne sont plus terminés par des cellules en entonnoir, ces cellules étant remplacées par un organe collecteur, formation nouvelle, qui constitue la troisième partie de chaque appareil excréteur des Hirudinées. Comme dans ces animaux il s'est différencié dans le mésenchyme des cavités lymphatiques et sanguines, le système excréteur n'a plus besoin (si je puis m'exprimer ainsi) de chercher lui-même les produits d'excrétion dans toutes les parties du corps : il les reçoit par l'intermédiaire d'un appareil collecteur qui les recueille lui-même dans les espaces lymphatiques, où ils s'accumulent. Cet appareil collecteur n'existe pas dans les Platyelmes. Il est formé par un prolongement du gros canal de la seconde partie, qui au moyen d'un grand entonnoir cilié s'ouvre librement dans le système des lacunes lymphatiques du corps.

Comme on le voit, le système excréteur des Hirudinées adultes n'a plus aucune relation quelconque avec les diverticules de l'intestin; mais d'après des observations que j'ai faites sur des embryons de Clepsine, je suis porté à croire qu'il se développe originairement aux dépens de l'épithélium de ces diverticules.

Les organes génitaux des Hirudinées se rapprochent extrêmement des organes génitaux de la *Gunda segmentata*. Il y a, comme chez le Triclade cité, deux séries de testicules, situés dans les intervalles entre les diverticules de l'intestin, en d'autres termes, dans les dissépiments. Le nombre des testicules correspond au nombre des diverticules de l'intestin moins deux.

Comme chez la *Gunda segmentata* il y a dans les Hirudinées une seule paire d'ovaires (*o*) situés en avant des testicules. Des deutoplasmigènes n'ont pas encore été trouvés. Les produits sexuels sont portés au dehors par des canaux particuliers, qui ne sont autre chose que des prolongements des testicules et des ovaires comme c'est le cas dans les Platyelmes.

Il est bien probable que les organes génitaux des Hirudinées se développent aux dépens de l'épithélium des diverticules de l'intestin, comme chez les Polyclades et les Triclades.

Le système nerveux central présente les caractères bien connus de la chaîne glanglionnaire des Annélides. J'ai déja exposé mon opinion quant à l'origine des ganglions céphaliques. J'ajoute ici que la chaîne ganglionnaire ventrale des Hirudinées doit être comparée aux deux troncs nerveux longitudinaux de la *Gunda* réunis entre eux, à des intervalles tout à fait réguliers et correspondant aux segments de l'animal par des commissures simples.

La musculature des Hirudinées est mésenchymateuse par excellence. Les fibres musculaires unicellulaires consistent en une substance axillaire, contenant le noyau et en une gaîne contractile qui présente le plus souvent des stries longitudinales. Il y a dans la peau une couche externe de muscles transversaux et une couche interne de muscles longitudinaux, absolument comme chez la *Gunda segmentata*.

En outre, il existe des muscles dorso-ventraux, ramifiés aux deux extrémités, qui traversent le corps entre les diverticules de l'intestin et forment des dissépiments musculeux qui ne se distinguent en rien de ceux de la *Gunda segmentata*. Une paroi musculeuse de l'intestin fait complétement défaut aussi bien chez les Hirudinées que chez les Platyelmes. Je n'ai pas besoin d'appeler l'attention des naturalistes sur la grande analogie, que présentent

les organes de fixation dans les deux groupes, mais je dois constater encore que la structure musculaire du pharynx des Rhynchobdellides correspond jusqu'aux moindres détails à celle de la trompe des Triclades, comme je viens de le démontrer dans mon mémoire sur la *Gunda segmentata.*

Cavité de corps. — Il n'existe pas, dans les Hirudinées d'entérocœle détaché de l'intestin ; mais il existe bien un schizocœle, formé par les système vasculaire et lymphatique qui sont en communication l'un avec l'autre et qui proviennent d'après les recherches de Ray Lankester que j'ai pu confirmer, d'une liquéfaction des cellules parenchymateuses du mésenchyme.

Si les diverticules de l'intestin des Hirudinées se détachaient de ce dernier, ils pourrait former un vraie entérocœle qui pourrait alors produire la musculature épithéliale de la paroi du corps et de l'intestin. Les organes excréteurs, de leur côté, pourraient de nouveau acquérir les anciennes relations avec les diverticules de l'intestin et se servir en même temps de leur appareil collecteur pour l'évacuation des produits sexuels qui, se développant toujours aux dépens de l'épithélium de ces diverticules, tomberaient ensuite dans leur cavité comme c'était déjà le cas dans les Cténophores.

C'est à peu près comme cela, je pense, que des formes semblables aux Hirudinées actuelles ont pu prendre un développement ultérieur et donner naissance à des animaux tels que les Oligochœtes et Annélides.

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER

DIE ENTWICKELUNG DER CEPHALOPODEN

VON

Dr M. USSOW.

EINLEITUNG.

Vorliegende Beobachtungen über die Entwickelung der Deca- und Octo-Cephalopoden begann ich während meines ersten Anfenthaltes in Neapel und Messina im Jahre 1872. Alles was in Hinsicht dieser Frage bis dahin bekannt war, verdanken wir den Forschungen von *A. Kölliker* (1) (1844) und *E. Metschnikow* (2) (1867). Die Fehler, welche sich die älteren Forscher, wie *Cuvier* (3) (1832), *Dugès* (4) (1837), *Delle Chiaje* (5) (1841) und *Van Beneden* (6) (1841) haben zu Schulden kommen lassen, sind bereits von *Kölliker* (7) berücksichtigt worden, weshalb ich hier nicht näher darauf einzugehen brauche. Bei meiner Rückkehr veröffentlichte ich zwei vorläufige Mittheilungen über die Entwickelung der Cephalopoden in den *Arbeiten der St-Petersburger Naturforschergesellschaft* (8) und eine eingehendere Abhandlung im *Archiv für Naturgeschichte* (1874) (9). Im selben Jahre erschienen in einigen deutschen und englischen Zeitschriften mehrere Aufsätze über die embryonale Entwickelung der Cephalopoden. Es erwies sich, dass diese Autoren

unabhängig von einander und fast gleichzeitig mit mir sich mit denselben Untersuchungen befassten, wie es aus den Mittheilungen und Abhandlungen von *Grenacher* (10), *Ray-Lankester* (11), *Fol* (12) und *Bobrezky* (13) ersichtlich ist. Bei Erscheinen jener Arbeiten war es mir Dank dem mitgebrachten, gut erhaltenen Material möglich, diejenigen Beobachtungen, welche aus irgend welchen Gründen nicht mit den meinigen übereinstimmten, mehrfach zu prüfen. Die Resultate dieser neueren Ergänzungsarbeiten habe ich vielfach in den Sitzungen der St-Petersburger und Moskauer Naturforschergesellschaft mitgetheilt und dann in Form von Beiträgen publicirt (14).

Indem ich mich jetzt zur eingehenderen Wiedergabe des von mir über die embryonale Entwickelung der Cephalopoden gesammelten Materiales anschicke, will ich hier vorläufig nur den ersten Theil meiner Arbeiten in Betreff dieser Frage präsentiren. Dieser erste Theil handelt nämlich von solchen Vorgängen der ersten Entwickelung der Deca- und Octo-Cephalopoden, welche entweder gar nicht oder nur zum Theil von jenen Gelehrten berührt worden sind.

Meines Erachtens kann dieser Theil meiner Arbeit, abgesehen davon, dass er neue Thatsachen aufzuweisen hat, zugleich als Ergänzung der früheren Untersuchungen gelten. Dort wo meine Beobachtungen von denjenigen anderer wesentlich abweichen, will ich fast wörtlich die Ansichten letzerer anführen, um sie einer eingehenden Kritik zu unterwerfen. Alle oben genannten Abhandlungen genau zu analysiren, sowie die Resultate dieser Untersuchungen hier aufzuzählen, halte ich für überflüssig, zumal ich schon in meinen vorläufigen Mittheilungen (*) dieselben zur Genüge erörtert habe. Ausserdem enthalten die oben genannten Untersuchungen von *Metschnikow* (*Op. cit.*) und die späteren von *Bobrezky* (*Op. cit.*, pag. 5-7) eine eingehende historische Uebersicht aller Arbeiten über die Embryologie der Cephalopoden überhaupt. Vor kurzem, wie gesagt, erschien die

(*) *Zoologisch-embryologische Untersuchungen*, pag. 330-333.

ausgezeichnete Arbeit des letztgenannten Forschers, über die ich hier einiges zu bemerken habe. Im Allgemeinen stimmt dieselbe mit der meinigen vom Jahre 1874 überein.

Der Hauptunterschied zwischen beiden liegt 1) darin, dass die dünne Schicht des Bildungsdotters, welche die ganze Oberfläche des Nahrungsdotters bedeckt und sich von letzterem leicht ablösen lässt, nach der Ansicht *Bobrezky* mit der Dotterhaut identisch ist; 2) dass das Mesoderm nach seiner Meinung durch Einbiegung und nicht durch Quertheilung der Ectodermzellen ensteht, wie ich dieses auf pag. 345 und 346 meiner vorläufigen Mittheilungen beschrieben habe; 3) schliesslich entsteht nach Meinung desselben Gelehrten aus dem Endoderm der ganze Darm mit Dintenbeutel, Leber, Magen u. Blindsack und nicht aus dem modificirten oberen Keimblatt, wie ich es früher mitgetheilt habe (pag. 360 u. f.). Indem ich bis auf weitere Prüfung diesen letzten wichtigen Punkt bei Seite lasse, erlaube ich mir in Betreff der zwei ersten Fragen zu bemerken, dass sie, wie der Leser sehen wird, auch jetzt übereinstimmend mit meinen früheren Untersuchungen von mir gelöst worden sind. Der vorliegende erste Theil meiner Arbeiten über die Entwickelung der Cephalopoden enthält die erste Periode von Beginn der Befruchtung des Eies bis zur vollständigen Umschliessung des ganzen Nahrungsdotters durch das Blastoderm, mit anderen Worten bis zur Entstehung der Organe (*). Ausserdem ist ein Capitel der Bildungsweise und dem feineren Bau des Graaf'schen Follikels und des Eies und somit der Beantwortung einer Frage gewidmet, mit welcher sich meine Vorgänger äusserst wenig beschäftigt haben.

Den Umstand in's Auge fassend, dass in den Arbeiten *Bobrezky's* sowie in denen der anderen genannten Gelehrten (*Ray-Lankester*, *Grenacher*, *Fol*) die Beschreibung der ersten Entwickelungsvorgänge lückenhaft ist, habe ich grade jene Verhältnisse in dieser Abhandlung ausführlich geschildert. Ich glaube,

---

(*) *Archiv. für Naturgesch.* Bd. 41, pag. 315, Anm. 4.

dass meine Abhandlung, wenigstens theilweise jene Lücken ausfüllen wird, deren es in der Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden auch jetzt noch zur Genüge giebt. In der Hoffnung, möglichst bald den Schlusstheil meiner Arbeit, welcher die Beschreibung der beiden übrigen Perioden der Entwickelung der Cephalopoden enthalten wird, zu veröffentlichen, gedenke ich demselbem alle die auf die letzt erschienenen Untersuchungen sich beziehenden neuen Thatsachen einzuverleiben.

Entstehung der Eier und Entwickelung der Keimdrüse.

Von allen Forschern, deren Arbeiten ich hier anführe, war *A. Kölliker* der erste, welcher sich mit der Bildungsweise der Cephalopodeneier eingehender beschäftigt hat. Die früheste Entwickelung der Eier bei *Sepia officinalis* im Allgemeinen richtig beschreibend, begeht genannter Forscher jedoch den Fehler, dass er das Chorion (welches, wie wir weiter sehen werden, schon im Graaf'schen Follikel auftritt), mit der Dotterhaut verwechselt, während er umgekehrt die mehrschichtige, mehr oder minder pigmentirte Eikapsel für das veränderte Chorion ausgiebt. Demnach ist es sehr wahrscheinlich, dass *Kölliker* die Mikropylöffnung übersehen hat, welche doch sogar bei allen, dem Eileiter entnommenen Eiern ganz deutlich sichtbar ist. Ferner die inneren Faltungen der Granulosa beschreibend irrt er sich auch, indem er sich vorstellt, dass die Enstehung derselben nicht von der *membrana granulosa* selbst ausgeht, wie es in Wirklichkeit der Fall ist, sondern vom Dotter und dessen Chorion. Diese Ansichten sind, wie ich weiter unten zeigen werde, durchaus unbegründet. Das erste Capitel der Arbeit des genannten Forschers enthält überhaupt viele äusserst ungenaue Beobachtungen; eine Ausnahme hiervon machen nur die Stellen, welche sich auf die Untersuchung des genaueren äusseren Baues des Eierstocks beziehen.

Am Schluss des ersten Capitels sagt *Kölliker* dass die erwähnten Falten der Granulosa gleichsam ein Product der Erhaben-

heiten des Dotters wären, wobei er sich die Frage stellt: « Was ist nun aber das Wesen dieser eigenthümlichen Entwickelungsphase der Cephalopodeneier? » Er beantwortet die Frage folgendermassen. Er nimmt erstens an, dass der ganze Enstehungsprocess der Granulosafalten « auf einem ungleichen Wachsthum der Dotteroberfläche » beruht, und zwar so, dass die Dottermasse, gleichsam die Fähigkeit zu selbstständigen Bewegungen besitzend, bald Erhöhungen, bald spaltenförmige Vertiefungen bildet, wobei zweitens die ihr anliegende Dotterhaut (d. h. das Chorion) nur mechanisch den Veränderungen ihrer Oberfläche folgt. Uebrigens seiner Sache nicht ganz gewiss, fügt *Kölliker* selbst hinzu: « Oder wer wird mir sagen, warum der Dotter erst in Längen- und dann in Querauswüchse sich erhebt? Warum bei den achtarmigen und vier Kiemen tragenden Kopffüsslern nur die einfacheren Längenauswüchse, bei den zehnarmigen aber beide vorkommen? Warum überhaupt der Dotter Erhabenheiten bildet, um nachher wieder glatt zu werden, während er bei allen andern Thieren überall gleichmässiges Wachsthum zeigt? ».

Auf alle diese Fragen giebt genannter Forscher keine irgendwie genügende Antwort, wie mir scheint nur deswegen, weil er, wie wir unten sehen werden, die vom ihm beschriebenen Thatsachen ganz falsch aufgefasst hat. Ich habe mich mit der Analyse seiner Untersuchungen hauptsächlich deswegen verhältnissmässig lange aufgehalten, weil die von ihm gesammelten, ungenauen Facta über die Entwickelung der Kopffüssler bis zur letzten Zeit, im Verlauf von fast 30 Jahren, ohne Prüfung in der Wissenschaft fort bestanden. *Metschnikow* nun entschuldigt sich in seiner Dissertation über die Entwickelung von *Sepiola* damit, dass er während seiner Arbeiten nicht ein einziges geeignetes Weibchen in Händen gehabt hätte, um die Frage über die Oogenese lösen zu können. In meinen unten citirten Mittheilungen habe ich die betreffende Frage zur Genüge erörtert und, die Hauptresultate meiner Untersuchungen über die Entwickelung der Cephalopoden wiedergebend, unter anderem auf die Verirrungen hingewiesen, in welche die früheren Forscher gerathen waren. Fast gleichzeitig mit meiner Arbeit

erschien im *Journal of microscopical science*, 1875, die Mittheilung von *Ray-Lankester* über die Entwickelung der Decapoden (hauptsächlich *Loligo*), in welcher er äusserst kurz seine Resultate über die Eibildung wiedergiebt. Der Autor scheint sich den Enstehungsprocess der Falten im Einklange mit meiner Beschreibung vorgestellt zu haben. In Betreff einiger sehr wichtigen Puncte jedoch bin ich mit seiner Auffassung nicht einverstanden, worauf ich weiter unten zurückkomme. Ausser der veralteten Arbeiten von *Delle Chiaje*, *R. Owen*, *Brandt*, *A. Krohn* u. a., die sich auf den Bau und die verschiedenen Entwickelungsphasen der Graaf'schen Follikel bei den Cephalopoden beziehen, besitzen wir also über diesen Gegenstand nur drei neue, eingehende Abhandlungen : die von *Kölliker* (1844), die meinige (1873) und die von *Ray-Lankester* (1875).

Indem ich jetzt zur detaillirten Wiedergabe meiner eigenen Untersuchungen über die Oogenese bei den verschiedenen Gattungen (*Sepia*, *Sepiola*, *Loligo*, *Rossia*, *Ommastrephes*, *Argonauta*) und zur Entwickelungsgeschichte der in dieser Hinsicht von mir untersuchten Deca-und Octopodenformen (*Loligo*, *Sepia*, *Sepiola*, *Argonauta*) übergehe, will ich hier erst einiges über meine Untersuchungsmethode voranschicken. Den Entwickelungsvorgang der Cephalopodeneier habe ich von der ersten Enstehung der Eizelle an bis zum Moment der Befruchtung zu verfolgen mich bemüht. Vorliegende Beschreibung der Resultate dieser Beobachtungen, die schon in den Jahren 1872-1873 von mir ausgeführt wurde, bildet das erste Capitel dieses Theiles meiner Arbeit. In den nächstfolgenden Capiteln werde ich den Furchungsprocess, die Entstehung der Keimblätter und die wietere Entwickelung der Cephalopoden beschreiben. Der feinere Bau der Eier und die verschiedenen Entwickelungsphasen wurden sowol an frischen, dem lebenden Thiere entnommenen Eierstöcken, als hauptsächlich an Schnittpräparaten untersucht. Die frischen Graaf'schen Follikel wurden auch mittelst der bei *Kölliker* angegebenen Zerzupfungsmethode beobachtet, wobei — ich wiederhole es — mir niemals jene sonderbaren Verhältnisse zwischen Dotter, Chorion (nach *Kölliker* « Dotterhaut ») und

Granulosa zu Gesichte kamen, wie sie genannter Forscher beschreibt. Die « Falten » eines jeden Follikels enstehen meiner Meinung nach einzig und allein durch Hineinwachsen des Granulosaepithels, und durchaus nicht infolge von Auswüchsen des Nahrungsdotters (*). Ich gehe nun zu meinen eigenen Beobachtungen über.

Zur allgemeinen Orientirung will ich hier einige Worte über den anatomischen Bau des Eierstockes und der Eileiter sagen. Der unpaare Eierstock nimmt bei den Cephalopoden den unteren Theil des Rumpfes ein und hat die Form eines kürzeren oder längeren, konischen Sackes, welcher vollkommen ausgebildet manchmal recht bedeutende Dimensionen erreicht (*Ommastrephes*). Das dünne, sehr dehnbare Bauchfell geht auf den Eierstock über und bedeckt ihn allseitig in Form einer dünnen Schicht. Die reifen Eier fallen aus den Graaf'schen Follikeln zuerst in die Leibeshöhle und werden von hier durch das Flimmerepithel, welches das Bauchfell von innen bekleidet, zu den Eileitern geleitet. Durch antiperistaltische Bewegungen dieser letzteren werden sie in die Athemhöhle und dann durch Contraction des Trichters ins Freie befördert. Der den Eierstock bedeckende Theil des Bauchfells übernimmt hier gleichsam die Function der Eierstockskapsel, in welche die paarigen (*Octopus, Argonauta, Ommastrephes,* etc.) bald mehr oder weniger geraden, bald vielfach verschlungenen (*Argonauta*) Eileiter mit ihren Anfängen hineinragen. Hier will ich bemerken, dass im letztgenannten Falle w. z. B. bei *Argonauta Argo* bezeichnete Eileiterschlingen meistens den Ort bilden, wo der Furchungsprocess vor sich geht, welcher bei Ablegung der Eier schon vollendet ist. Wenn wir uns den reifen Eierstock eines Kopffüsslers der Länge

---

(*) Also nicht wie *Kölliker* behauptet, dass « die Maschen oder Falten nicht in der Haut der Eikapsel, sondern im Eie selbst ihren Sitz haben » Uebrigens resultirt dieses auch schon daraus, dass er z. B. über den Ursprung des Chorions sagt : « Die Eier im Anfange der Eileiter zeigten noch keine Spur von Chorion . . . , » während dieses letztere doch unzweifelhaft schon im Eierstock entsteht.

nach durchschnitten denken, so wird uns vor allem der Umstand ins Auge fallen, dass er aus lauter mehr oder weniger von einander getrennten Follikeln von verschiedener Grösse besteht, die traubenförmig an langen, anastomosirenden faserigen Stielen hängen. Die Graaf'schen Follikel sind hierbei gleichsam schichtenweise gruppirt, so dass die reiferen der Peripherie des Eierstocks zunächst liegen, während der centrale Theil des letzteren mit jüngeren Follikeln oder mit Primordialeiern angefüllt erscheint (Taf. XXXI, Fig. 1). Jeden Follikel bekleidet eine besondere bindegewebige Hülle (*theca folliculi*), die in allen Richtungen von Gefässen durchsetzt ist. Infolge der verhältnissmässig dünnen Eierstockskapsel treten die reiferen, peripherischen Follikel deutlich hervor, wodurch die Oberfläche des Eierstocks ein traubenförmiges Aussehen erhält. Die Blutgefässe, welche in die Masse des Eierstocks eintreten, nehmen ihren Ursprung von der aus dem arteriellen Herzen kommenden Genitalarterie. Das ist in allgemeinen Zügen das anatomische Bild des Cephalopoden-Eierstockes in seiner vollen Entwickelung. Indem ich mich jetzt zu dem weniger erforschten, feineren Bau desselben wende, so wie zur Bildung der complicirten Cephalopodeneier und ihrer einzelnen Theile, will ich die erste Anlage der Keimdrüse bei den verschiedenen, von mir untersuchten Gattungen beschreiben. Bekanntlich nahmen die meisten Forscher, die sich mit der Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden beschäftigt haben, an, dass die männlichen und weiblichen Sexualorgane erst dann auftreten, wenn der Embryo das Ei verlassen hat, also während der postembryonalen Entwickelung. Weder *Kölliker* (1) noch *Metschnikow* (2) konnten bei dem Embryo die Keimdrüsse oder einen jener entsprechenden Zellhaufen auffinden. Ich selbst habe es in meiner vorläufigen Mittheilung (pag. 339, Anm. 2) nicht gewagt, etwas anderes zu behaupten, obgleich ich erklärte, beim fast reifen Embryo eine kugelförmige Zellgruppe gefunden zu haben, welche nach ihrer Lage für das plastische Material der entstehenden Keimdrüse gehalten werden könne.

Nach Durchmusterung einer neuen Serie von Schnittpraepa-

raten habe ich mich davon überzeugt, dass die erste Anlage der Keimdrüse wirklich schon während der embryonalen Entwickelungsperiode vor sich geht — (*). Die kleine Gruppe von rundlichen Mesodermzellen, welche bei den Cephalopodenembryonen im Anfange der dritten Entwickelungsperiode zu bemerken ist und sich in dem zugespitzten Theil des Mantels näher zur Rückseite und gleich unter dem Magen hinter dem arteriellen Herzen befindet, verwandelt sich zweifelsohne schliesslich entweder in den Eierstock oder in die Samendrüse (**). Was nun die Eileiter, die *vasa deferentia* und die sog. Nidamentaldrüsen betrifft, so muss man sagen, dass sie selbst bei den reifen, dem Ei entschlüpfenden Embryonen noch nicht einmal angelegt sind. Die vollständige Entwickelung der Geschlechtsorgane, und die Anlage der Nidamentaldrüsen scheint bei den Cephalopoden weit später während der postembryonalen Entwickelung vor sich zu gehen, wobei auch die geschlechtlichen Unterschiede entstehen.

Demnach ist die Ansicht, dass die reifen Embryonen der Kopffüssler, das Ei verlassend, den Aeltern schon vollkommen ähnlich sind, nicht ganz richtig, da das Geschlecht der Keimdrüsse anfänglich noch nicht entschieden ist. Es ist wahr, bei den Cephalopoden kommen jene provisorischen Organe nicht vor, an welchen es den Weichthieren sonst wol am wenigsten fehlt, ausgenommen die problematische sog. Schalendrüse der Octopoden, und somit kann von einer eigentlichen Metamorphose wol kaum die Rede sein, sondern nur von einem zeitweiligen Zurückbleiben eines Organs in der Entwickelung, welches sich in dem späten Auftreten der geschlechtlichen Differenzirung äussert. Den Eierstock bei jungen Individuen von *Loligo, Sepia*

(*) Dasselbe bestätigt jetzt auch Bobrezky (pag. 42, Fig. 57 und 58 Kd.) Dass diese Zellgrupe gerade die Anlage der Keimdrüse ist, darüber bleibt wol kein Zweifel, wenn man ihre Lage berücksichtigt.

(**) Sogar beim junge Thiere, welches das Ei schon verlassen hat, ist es unmöglich, zu entscheiden, ob benannte Zellgruppe sich weiter in den Eierstock oder die Samendrüse verwandelt, da sie auch jetzt noch ebenso rudimentär wie früher erscheint (vergl. Bobrezky, *Op. cit.*, pag. 42, u. f.).

und *Sepiola* untersuchend, die schon längere Zeit (etwa 2 Monate oder mehr) vorher dem Ei entschlüpft waren, fand ich, dass er aus zwei verschiedenen Geweben besteht: 1) aus einer faserigen äusseren Hülle, der *theca folliculi*, welche zerstreute spindelförmige Bindegewebskörperchen enthält, und 2) aus einer inneren Masse runder Epithelzellen, dem Keimepithelium, welche in Längsreihen, richtiger in soliden Schnüren parallel der Längsaxe des Organs angeordnet sind. Die äussere Hülle sendet viele Ausläufer in das Stroma der Geschlechtsdrüse, wo sie ein recht dichtes Netzwerk, das in allen Richtungen von feinen Gefässen durchzogene Fasergerüst des Eierstocks, bildet. Mit einem Worte, der Bau des Cephalopodenovariums ist zu dieser Zeit im allgemeinen dem Bau des gleichnamigen Organes der Vögel und Schildkröten ähnlich, soweit dieses infolge der Untersuchungen von *Pflüger, His* (26), *Waldeyer* u. a. m. bekannt geworden ist. Dass das innere, epitheliale Ovariumparenchym der Kopffüssler aus den Zellen des Mesoderms, richtiger des ursprünglichen Endoderms hervorgeht, beweist der Umstand, dass das kleine rundliche Zellenconglomerat, dessen ich eben erwähnt und aus welchem sich entweder die männliche oder weibliche Geschlechtsdrüse entwickelt, ein solides aus Mesodermzellen bestehendes Rudiment darstellt, dessen Elemente durch Abschnürung von der inneren Mantelfläche hervorgegangen sind. Wenn wir nun verschiedene Längs- und Querschnitte durch den Eierstock der erwachsenen Cephalopoden durchsehen, so können wir uns sofort eine klare Vorstellung über den Process der Entstehung und des weiteren Wachsthums der Eier sowol, als auch der Graaf'schen Follikel machen. In ein und demselben Eierstocke kann man zur Laichzeit recht genau die Eier in fast allen Stadien ihrer Entwickelung beobachten. Jedes Primordialei (Taf. XXXI, Fig. 1), welches anfänglich aus einem einfachen Klümpchen nackten Plasmas mit einem grossen, hellen Kern und mehreren Kernkörperchen besteht, nimmt aller Wahrscheinlichkeit nach aus irgend einer im Wachsthum voraufgeeilten Zelle des Keimepithel's seinen Ursprung. Die jüngsten Eier bei den von mir untersuchten Cephalopoden beobachtend, fand ich,

dass dieselben sowohl in Hinsicht auf ihren inneren Bau und ihre Form, als selbst auf ihre Dimension (0,08 Mm.) sich anfänglich fast gar nicht von den Epithelzellen des Parenchyms unterscheiden. Nur ist das Plasma solcher Primordialeier verhältnissmässig mehr dickflüssig und körnig ursprünglich ist das Plasma in den jungen Eizellen äusserst spärlich vorhanden, so dass der grosse, ins Auge fallende, helle Kern der sich im Centrum der Eizelle befindet, nur von einer sehr dünnen Plasmaschicht umgeben ist (*). Hand in Hand mit dem verstärkten Nahrungszufluss, also mit dem Wachsthum, geht die Zunahme dieser Zellen an Plasma und zwar so, dass dieses letztere viel schneller als der langsam wachsende Kern zunimmt (Taf. XXXI, Fig. 1). Wenn das Primordialei ungefähr die doppelte Dimension im Verhältniss zur früheren erreicht und somit die benachbarten Epithelzellen des Ovariumparenchyms aus einander geschoben hat, umkleidet es sich auf diesem rein mechanischen Wege allseitig gleichsam mit einer Kapsel und sondert sich dadurch auf immer von den übrigen, jüngeren, der Hülle noch entbehrenden Zellen ab, welche im Stroma des Eierstockes eingebettet sind. So bildet sich ein Graaf'scher Follikel, welcher ursprünglich aus einer einzigen Schicht flacher Epithelzellen bestand Taf. XXXI, Fig. 1).

Infolge des Wachsthums und der Längstheilung verwandeln sich letztere bald in die characteristischen, cylindrischen Zellen der membrana granulosa des Graaf'schen Follikels. Demnächst bedeckt sich ein jeder Follikel von aussen noch mit einer äusserst dünnen Schicht des faserigen Eierstocksgewebes, welches denselben in Form eines kürzeren oder längeren Stieles mit der Masse des Ovariums verbindet und, wie schon gesagt, die bindegewebige Hülle der Graaf'schen Bläschen bildet. Im Inneren

---

(*) Wenn wir (wie das auch oben geschehen) den directen Uebergang der rundlichen Zellgruppe des Mesoderms (Fig. 2, 3, kd. Taf. XXXI) in die Keimdrüse der jungen Cephalopoden annehmen, so muss man natürlich glauben, dass die meisten Zellen (*k*) mit ihren grossen Kernen sich schliesslich (bei den Weibchen) in Primordialeier verwandeln. Die Spindelzellen (*c*) bilden wahrscheinlich die *theca folliculi* der Graaf'schen Bläschen.

eines jeden Stieles verlaufen Blutgefässe, die sich netzartig in den Follikelhüllen ausbreiten, wie dieses mehrere Jahre früher schon *A. Krohn* gesehen hat (*). Wenn gleich *Kölliker* letztere Beobachtung in seiner Arbeit erwähnt, so lässt er dennoch die Frage, auf welche Weise die Formelemente des Cephalopodeneierstocks den Nahrungszufluss erhalten, bei Seite und zwar infolge jener vorgefassten unrichtigen Anschauung, dass die Granulosafalten des Follikels nicht durch Einstülpung der Granulosa enstehen, sondern irgend wie anders, durch besonderes Wachsthum des Dotters selbst. Indessen handelt es sich hierbei um die Frage: wie gelangt das Blut zu den von der Centralmasse des Eierstocks gesonderten, am Stiele frei hängenden jungen Graaf'schen Bläschen, welche je ein ursprünglich nacktes Primordialei in sich einschliessen? Auf welchem Wege füllt sich allmälig jeder Follikel mit jener verhältnissmässig enormen Masse des Nahrungsdotters und wie können die Wandungen noch ausserdem das Chorion aus sich ausscheiden? Es sei bemerkt, dass all' diese *secundären* Theile des meroblastischen Cephalopodeneies nach einander in jedem der Graaf'schen Follikel entstehen, deren Dimensionen zu dieser Zeit sehr schnell zunehmen. Zur eingehenden Auseinandersetzung eben dieser Erscheinungen, die überhaupt einen noch sehr wenig bekannten Theil der Oogenese bei den Cephalopoden ausmachen, gehe ich jetzt über. Die Meroblastie ihres Eies entsteht in einem der frühesten Entwickelungsstadien des Graaf'schen Follikels (welcher bei *Argonauta* z. B. um diese Zeit 0,02 Mm. misst), wobei die *Granulosa* in's Innere des Bläschen's hineinwächst so dass die zunehmende, innere Oberfläche des letzteren bald ein System von Längs- und Querfalten zeigt, die mehr oder weniger in den Follikel hineinragen (Taf. XXXI, Fig. 1 ff). Da bei des Gattungen *Loligo*, *Ommastrephes*, *Argonauta* u. a. die *Granulosa* aus einer einzigen Zellschicht besteht, die der *theca folliculi*

(*) Das Bild der Gefässvertheilung im Cephalopodeneierstock wie letzterer Forscher richtig bemerkt ist im Allgemeinen der Anordnung derselben im Graaf'schen Follikel z. B. bei den Vögeln sehr ähnlich (s. His, *Ueber die erste Anlage* etc., Taf. I.)

anliegt, so geht der Faltenbildungsprocess bei ihnen schneller von statten als z. B. bei *Sepia officinalis* bei welcher die Granulosa zweischichtig ist : die äussere Lage ist vollkommen glatt, während die innere 13 bis 15 Längs- und 8 bis 9 Querfalten bildet, die alle mit einander anastomosiren (Fig. 1, mg., mg.). Eine jede dieser Falten ragt mehr oder weniger in den Follikel hinein und erscheint im Querschnitt schlingenförmig gewunden, aus hohen cylindrischen Zellen bestehend, die anscheinend einen drüsigen Character tragen. Fast alle Granulosafalten schliessen einen Gefässzweig ein, welcher sich mit anderen Gefässen zu einem den Follikel umgebenden Netzwerk verbindet (*).

Als erste Andeutung der Faltenbildung an irgend einer Stelle der inneren Oberfläche der Granulosa kann die verstärkte Längstheilung ihrer Zellen betrachtet werden, wobei, wie schon bemerkt, eine jede dieser ursprünglich flachen Epithelzellen (im Querschnitt) eine hohe,cylindrische Gestalt annimmt. Zuerst treten die Falten, wie dieses auch *Kölliker* (**) richtig beschrieben hat, am jungem Graaf'schen Follikel in der Längsrichtung auf, und diese Erscheinung ist für die erste Entwickelungsperiode derselben bei *Sepia* characteristisch. Was geschieht nun inzwischen mit der Eizelle selbst, die in solch einem Bläschen eingeschlossen ist? Ihr heller, ziemlich grosser Kern oder das sog. Keimbläschen (***) nimmt eine centrale Stellung im Follikel

---

(*) Um diese Gefässe alle zu Gesichte zu bekommen, muss man zur Injection seine Zuflucht nehmen. Die Canüle in die Genitalarterie einführend (z. B. bei *Sepia*), gelang es mir, die feinsten Capillaren der Follikel mit Gelatinmasse vollkommen anzufüllen, wie dieses auf der angegebenen Abbildung (*vide* das in russischer Sprache herausgegebene Original,) auch dargestellt ist.

(**) *Loc. cit.*, pag. 8.

(***) Bei genauere Untersuchung des Keimbläschens oder, was gleichbedeutend ist, des Primordialeikernes ergiebt sich, und zwar bei allen von mir untersuchten Cephalopoden, dass es ein *hohles* äusserst elastisches Gebilde ist, mit einer klaren, stark lichtbrechenden Flüssigkeit angefüllt. Bei leisem Drucke bilden sich nicht selten Falten auf seiner Oberfläche — meiner Meinung nach ein Beleg für das Vorhandensein einer äusserst feinen Kernmembran.

ein (Taf. XXXI, Fig. 1), während das feinkörnige Plasma, sich bis in die von den Granulosafalten begränzten Zwischenräume erstreckend, den übrigen Raum ausfüllt. Vergleicht man zu dieser Zeit die Eier in Betreff der Plasmamenge und der Grösse ihres Keimbläschens mit solchen von einer früheren Entwickelungsstufe, so ergiebt sich dass Beides bedeutend zugenommen hat. Man muss annehmen, dass dieser Process entweder auf Kosten der aufgesogenen Nahrungsflüssigkeit, welche aus den reichlich vorhandenen Blutgefässen der Follikel-Wandung ins Innere der Bläschen gelangt, vor sich geht oder so, dass die sich ablösenden Granulosazellen selbst sich im Plasma des Primordialeies auflösen. Das letztere, nämlich die Auflösung der Epithelzellen, findet schliesslich beim Verschwinden der Falten statt, d. h. kurz vordem das reife Ei dem Graaf'schen Follikel entgleitet. Zugleich mit dem Auftreten der Längsfalten bilden sich in der Wand des Bläschens secundäre Querfalten, wobei das ganze Bläschen von einem feinen Netze eingehüllt erscheint. Wenn man einen Graaf'schen Follikel zuerst mit Karmin und dann mit Pikrinsäure färbt, so erhält man ein deutliches Bild von der Anordnung aller, sowol Längs- als Querfalten nebst allen in ihnen verlaufenden Blutgefässen.

Das feine Netz der anastomosirenden Gefässe nimmt dabei eine gelbe Färbung an, während die 4-6 oder 8 eckigen Zwischenräume, wo die Längs und Querfalten zusammenstossen, roth erscheinen (*). Mit der Ausbildung und dem tieferen Eindringen der Granulosafalten in das Innere des Bläschens, d. h. also mit der Zunahme der inneren Oberfläche dieses letzteren, geht der endgültige Entwickelungsprocess des Eies bei den Cephalopoden Hand in Hand. Zur Zeit der stärksten Ausbildung der Falten findet im Inneren des Graaf'schen Follikels eine schnelle

(*) Ueberhaupt erinnert dieses Capillarnetz — wie schon bemerkt — sehr bedeutend an die Vertheilung der Gefässe auf den Graaf'schen Follikeln beim Huhn. Diese Aehnlichkeit erstreckt sich manchmal selbst auf die Anzahl (3-4) der grösseren Gefässstämmchen, die parallel der Längsaxe des Bläschens verlaufen.

Anhäufung des Nahrungsdotters, des bekanntlich so wichtigen Bestandstheiles eines meroblastischen Eies, statt. Dieser der Entstehung nach secundäre Theil des Eies erscheint bei genauerer Betrachtung als halbdurchsichtige, opalisirende, fettartige, zähe Masse (Nd. Fig. 1, Taf. XXXI). Ueberhaupt ist es leicht, in ein und demselben Eierstocke die Ansammlung des Nahrungsdotters zu verfolgen, welche sich auch äusserlich durch allmälige Zunahme des Umfanges der Graaf'schen Follikel bemerkbar macht. Somit wird der Nahrungsdotter, dieser als secundäre Bildung auftretende und sich differenzirende Bestandtheil des complicirten Cephalopodeneies, zweifelsohne von den grösseren Zellen derselben Granulosa, und zwar in Form einer zähflüssigen, halbdurchsichtigen Masse ausgeschieden, welche allmälig den ganzen Graaf'schen Follikel ausfüllt. Indem der Dotter sich mehr und mehr ansammelt, drückt seine Masse, welche sich niemals mit dem Plasma des Ovulum's oder anders mit dem Bildungsdotter vermischt, infolge des eigenen Gewichtes diesen letzteren an den nach unten gerichteten, freien oberen Pol des Graaf'schen Bläschens (*). Eigenthümlichist, dass an dieser Stelle des letzteren keine Falten sind, und seine Hülle, also Granulosa und Theca, bedeutend dünner ist. Bei auffallendem Lichte bemerkt man mitten im Centrum des oberen Poles einen helleren, rundlichen Fleck am Graaf'schen Follikel, welcher nichts anderes ist als der Punkt, in welchem alle Längsfalten zusammenstossen, und an dessen dünnster Stelle schliesslich beim

(*) Ueberall wo der Ausdruck « oberer Pol » des Graaf'schen Follikels oder « Bildungspol » des reifen Cephalopodeneies gebraucht ist, hat man darunter das spitzere Ende desselben, welches bei natürlicher Lage des Eierstockes nach unten gerichtet ist, zu verstehen, während der « untere » oder « Nahrungspol » nach oben gerichtet und in den meisten Fällen mit einem kürzeren oder längeren Stiel versehen ist, der ihn mit der übrigen Masse des Ovariums verbindet. In ähnlicher Stellung denke ich mir auch den Embryo selbst während seines ganzen Verbleibens im Ei. Der « obere Pol » wird demnach der sein, welchen der Embryo einnimmt, während im « unteren Pol » gewöhnlich der äussere Dottersack liegt (Gegenbauer, *Vergl. Anat.*, 2. Aufl., § 482 und Bobrezky, *loc. cit.*, pag. 7).

Freiwerden des Eies das Bläschen platzt. Nachdem das reife Ei seine normale Grösse (*) erreicht hat, verliert der durch das eingeschlossene Primordialei und die nach innen ausgeschiedene ganze Dottermasse ausgedehnte Graaf'sche Follikel allmälig alle an seiner Innenfläche befindlichen Falten und wird wieder vollkommen glatt, sowohl von aussen, als von innen. Im allgemeinen verläuft der Rückbildungsprocess der Granulosafalten, wie folgt. Zuerst gesellt sich zu den schon formirten Bestandtheilen des Eies noch eine gewisse, verhältnissmässig unbedeutende Menge durchsichtigen und flüssigen Eiweisses, bei dessen Absonderung alle Zellen, die irgendwo in Form von Falten noch übrig sind, sich vollkommen auflösen und verschwinden. Nunmehr ist die Granulosa vollkommen glatt. Es bleibt kein Zweifel, dass zwischen dem Momente wo der Nahrungsdotter seine endgültigen Dimensionen erreicht hat, und dem Moment, wo die Eiweissausscheidung (**) beginnt, ein geringer Theil Plasma des Primordialeies (oder des Bildungsdotters, welcher sich, wie wir sahen, zu dieser Zeit am oberen Pol des Graaf'schen Follikels befindet) allmälig nach oben an die Peripherie des nunmehr schon etwas comprimirten, compacteren Nahrungsdotters rückt und diesen in Form einer feinen Schicht umhüllt, gleichsam einen äusserst zarten Ueberzug bildend. Solch eine schroffe, von mir zuerst bemerkte (***) Sonderung der beiden hauptsächlichsten Be-

---

(*) Bei den Gattungen *Loligo, Sepiola, Argonauta* 1, 5 bis 2 m. m. und bei *Sepia officinalis* gegen 4 m. m. lang.

(**) Die Bezeichnung « Eiweiss » ist hier beibehalten, natürlich nur wegen seiner äusseren, entfernten Aehnlichkeit mit dem Eiweiss eines Hühnereies. Uebrigens coagulirt es auch sowol beim Kochen als bei Einwirkung schwacher Säuren.

(***) *Zoologisch-embryolog. Untersuchung*, pag. 341. Später habe ich oft, während der ganzen Zeit meiner weiteren Untersuchungen wieder und nun immer wieder (selbst an in Alcohol conservirten Cephalopodeneiern) diesen vom Nahrungsdotter vollkommen getrennten Theil des Bildungsdotters bemerkt, welcher als weisser Anflug sichtbar ist und gewöhnlich in äussert

standtheile des meroblastischen Cephalopodeneies steht im directem Widerspruch mit der allgemein verbreiteten Ansicht, dass der Nahrungs- und Bildungsdotter nicht vollkommen von einander geschieden werden könnten, und in Wirklichkeit eins wären. Der Nahrungsdotter nimmt, wie wir jetzt z. B. in Betreff mancher Wirbelthiereier wissen, zuweilen sogar an der Producirung von Zellen der Keimblätter Theil und spielt somit die Rolle eines plastischen Material's. Etwas ähnliches ist bei den Cephalopoden, wie von mir schon früher bemerkt (*) war, *niemals* zu finden; der Nahrungsdotter, einen Raum einnehmend, der meiner Meinung nach der Furchungshöhle des holoblastischen Eies anderer Thiere entspricht rechtfertigt hier vollkommen seinen ihm von *Reichert* zuertheilten Namen und dient wirklich nur als Nährstoff, welcher mit der fortschreitenden Entwickelung des Embryos allmälig spurlos verschwindet. Das eben erwähnte Verhältniss des Nahrungsdotters zur Furchungshöhle der holoblastischen Eier, worauf, wenn ich nicht irre — *Metschnikow* zuerst hingewiesen hat, ist allem Anscheine nach bei der vor kurzem von *Grenacher* beschriebenen (**), nicht genau bezeichneten Cephalopodengattung, welche sich ohnesog. äusseren Dottersack entwickelt, besonders leicht nachzuweisen. Ein wesentlicher Unterschied ist jedenfalls hier nur der, dass im ersten Fall durch « partielle » Furchung des Bildungsdotters eine Blastosphaere entsteht, die mit Nahrungsdotter vollkommen angefüllt ist, während bei holoblastischen Eiern die Furchungshöhle diese Bedeutung nicht hat, sondern erst nach vollendetem Furchungsprocess auftritt und sich schliesslich direct in die Leibeshöhle verwandelt. Oben habe ich

---

dünner Lage die ganze Oberfläche des dunkler gewordenen und vom Alcohol erhärteten Nahrungsdotters bedeckt. Sonderbarer Weise ist Bobrezky (*loc. cit.*, pag. 9) dieses Verhalten entgangen, da er augenscheinlich diese Schicht des Bildungsdotters für die in Wirklichkeit nicht vorhandende Dotterhülle hält.

(*) *Arbeiten der St-Petersb. Naturforschergesellschaft*, Bd. VII, pag. LXXII.

(**) *Zur Entwickelungsgesch. d. Cephalopoden* (Z. FUR WISS. ZOOLOGIE, Bd. 24).

erwähnt, dass mit dem Verschwinden der Falten die Innen fläche der *membrana granulosa* allmälig wieder glatt wird. Zu deiser Zeit der vollkommenen Ausbildung des Eies sondert sich das Chorion (*ch*) ab, welches anfangs flüssig ist, dann jedoch schnell hart wird und manchmal (wie bei *Octopus*, *Argonauta* (*), in einen ziemlich langen, zur Befestigung des Eies dienenden Faden oder Stiel (*st*) ausläuft.

Beim ungelegten Ei liegt dieser Stiel am unteren Pole des Graaf'schen Follikels knäuelförmig zusammengerollt; der Stiel dehnt sich aus im Moment, wo das Ei den Eileiter verlässt. Die Bildung des Chorion vollzieht sich wahrscheinlich auf ebendieselbe Weise, wie die der übrigen obenerwähnten Bestandtheile des Eies (d. h. des Nahrungsdotters und des Eiweisses) in Form einer zuerst flüssigen Absonderung der nach innen gekehrten Fläche der Granulosazellen. Einen Beleg dafür bietet die Structur

---

(*) Alle Eier von *Argonauta argo* sind, wie ich hierauf schon früher (*Zoolog. embryol. Unters.*, pag. 340, Anm. 3) hingewiesen habe, vermittelst der bezeichneten Stiele (von einer nachher erstarrenden Gallerte überzogen) an die Innenseite der Muschel des Weibchens befestigt.

Der ganze untere Theil der Windung letzterer ist von einem Haufen traubenförmig angeordneter Eier angefüllt, deren Anzahl sehr bedeutend ist (einige Tausende bei jedem Weibchen). Der untere Körpertheil dieses letzteren, welches zu dieser Zeit das Gehäuse gar nicht verlässt, bedeckt die Eier und verhindert auf diese Weise einerseits das Herausfallen derselben, anderseits aber wird durch die beständige Circulation des Wassers, die durch die Bewegungen des Weibchens innerhalb der Muschel bedingt werden, der dem Chorion der Eier leicht anhaftende Schlamm von letzterem fortwährend abgewaschen. Daher entwickeln sich auch die dem Gehäuse entnommenen und in ein Gefäss mit Seewasser gebrachten Eier von *Argonauta* schlechter, als solche von *Loligo*, *Sepia* und anderen Cephalopoden. Die hierdurch hervorgerufene Verzögerung in der Entwickelung wird hier hauptsächlich durch die vollkommene Abwesenheit einer sog. Eikapsel verursacht, welche die Eier der anderen erwähnten Cephalopoden von der inficirenden Wirkung faulender Stoffe schützt, die in dem bezeichneten Falle jedoch sich direct dem nackten Chorion ansetzen. Hierbei wirkt auch der ungenügende Zufluss von Sauerstoff, welcher durch die beschmutzte Oberfläche des Chorion nicht gut durchdringen kann.

des Chorions selbst, welches immer aus mehreren übereinander gelagerten dünnen Schichten besteht, die augenscheinlich nach einander erhärteten. Unter anderem spricht für solch eine innere Entstehungsweise des Chorions auch der Umstand, dass auf der Oberfläche des letzteren, selbst nach erfolgter Ablegung des reifen Eies, immer ein genauer Abdruck der vorher dagewesenen Granulosafalten zu sehen ist. Die schwachen Contouren dieser letzteren sind in Form von sternförmig gruppirten, flachen Erhöhungen (zumal am spitzen Ende des Graaf'schen Follikels) zur Zeit der Chorionabsonderung an der Innenfläche der Granulosa noch bemerkbar, und die Abdrücke dieser im Verschwinden begriffenen Ueberreste der Falten sieht man noch einige Zeit lang, nachdem das Ei schon gelegt ist. Sie verschwinden, wenn das Chorion, dem Wachsthum des Embryos folgend, sich ausdehnt. Hier sei der von *Ray-Lankester* (*) ausgesprochenen Ansicht erwähnt, als existire irgend welcher causale Zusammenhang zwischen jenen, auch von ihm bei *Octopus* und *Loligo* bemerkten (von mir auch für andere Cephalopoden beschriebenen und abgebildeten) Faltenresten und der Form, welche der sich theilende Bildungsdotter nachher annimmt (« have a causal relation to the form subsequently taken by the chief cleavage segments »). Nach meinen Beobachtungen erscheint mir diese Vermuthung unbegründet, schon allein deswegen, weil z. B. die erwähnten, netzförmigen Unebenheiten des Chorions vollkommen verschwinden wenn die volle Anzahl (32) der Segmente erst entsteht. Selbst wenn alle auf dem Chorion bemerkbaren, zellförmigen Zeichnungen und Rinnen mit den Contouren der durch die Dottertheilung entstehenden Zellen congruiren sollten (was jedoch niemals stattfindet) so wäre auch dann noch solch ein räthselhafter Einfluss dieser manchmal sich auf die Oberfläche erstreckenden Chorionrinnen, auf die zukünftige Anordnung der Furchungskugeln und Zellen nicht erklärbar. Ein Einfluss also, der am oberen Pol der Eier durch die dünne Schicht

(*) *Loc. cit.*, pag. 38 (« The formation of the Blastoderm »).

des flüssigen Eiweisses, welches den ganzen Raum zwischen Chorion und Bildungsdotter ausfüllt, hindurch wirken müsste, exisirt nicht. Ich habe mich bei dieser Analyse der erwähnten, meiner Meinung nach durchaus unrichtigen Ansicht *Ray-Lankesters* länger aufgehalten, weil die im allgemeinen dunkle Frage über die ersten Ursachen des Furchungsprocesses zu den interessantesten und zugleich bis jetzt noch am wenigsten erforschten Momenten der Embryologie gehört. Nach dieser Abweichung wende ich mich wieder zur Beschreibung der Cephalopodeneier und will hier erst der Bildungsweise der Micropyle und ihrer Structur bei den verschiedenen Gattungen erwähnen. Am oberen Pol des Eies, wo sich das Chorion gewöhnlich verdickt, befindet sich eben die Micropyle. Diese Anschwellung hat bald die Form eines trichterförmig in's Innere des Eies hineinragenden Hügel's (*Argonauta*), bald, und zwar in den meisten Fällen, erscheint sie als einfache nach innen vollkommen glatte Erhöhung (*Loligo, Sepia, Sepiola,* u. a.). Mitten im Centrum dieser Chorionverdickung macht sich gewöhnlich die entweder trichter- oder einfach röhrenförmige Micropyle bemerkbar. Die Bildung der Micropyle, die man schon wahrnehmen kann, so lange das Ei noch im Graaf'schen Follikel verweilt glaube ich dadurch erklären zu können, dass sich an der Stelle, wo sie schliesslich erscheint, am Graaf'schen Follikel immer jener, « weisse » Fleck befindet, von welchem oben die Rede war, und den auch *Kölliker* schon bemerkt hat. Ziehen wir nun den Umstand in Betracht, dass jener helle Fleck am oberen Pol des Graaf'schen Follikels durch das volkommene Fehlen der Granulosafalten und wegen der dünnen Wandungen auftritt, so wird es uns klar, wie so an dieser von der Micropyle eingenommenen Stelle die kleinen Granulosazellen aller Wahrscheinlichkeit nach nicht jene flüssige Masse ausscheiden, welche schlieslich zum Chorion erstarrt. Dieses kann der Grund dafür sein, dass unter dem hellen Fleck (*fl*) eine unbedeutende Oeffnung bleibt, welche mit dem Inhalt des Eies communicirt und sich später in die Micropyle umwandelt. Mit der vollkommenen Ausbildung dieser

letzteren erhält das Cephalopodenei seine definitive Gestalt und harrt nun der Befruchtung (*). Indem jedes heranreifende Ei die Wandungen des Graaf'schen Follikels während seines Wachsthum's mehr und mehr ausdehnt und mit dem Herausfallen der fertigen, benachbarten Eier näher zur Peripherie des Eierstocks vorrückt, zerreisst es schliesslich (wahrscheinlich infolge der Gewichtszunahme) die obere apicale Wand und fällt dann in die Bauchhöhle. Dass die Befruchtung an keinem anderen als eben diesem Orte im Leibe des Weibchens vor sich geht, dafür liefern die Umstände einen Beweis 1) dass Z. B. bei *Argonauta Argo* schon ganz im Anfange der Eileiterschlingen die Eier in der Segmentirung begriffen vorgefunden werden, und 2) dass man während der Laichzeit bei den von mir untersuchten Cephalo-

---

(*) Ich füge hier zwei Tabellen hinzu, von denen die erste die Grössenveränderungen des Eies während seines Wachsthums vom Primordialei an bis zum reifen, den Eileiter verlassenden meroblastischen Ei, die zweite den Wechsel der Höhenverhältnisse der Granulosazellen vom Entstehen der Falten bis zum ihrem Verschwinden Taf. XXXI, Fig. 1, bei *Argonauta argo* veranschaulichen soll.

I.	Das Primordialei,	Während der Periode des Enstehen's und der Entwickelung der Granulosa.	Während der Periode des Verschwinden's der Falten.	Das Ei bei Verlassen des Eileiter's.
	0,0042	0,1 — 0,8	1 1/2	2 Mm.

I.	Die Höhe der Granulosazellen bei Entstehen der Falten.	Bei der darauf folgenden Vermehrung der Zellen und Falten.	Bei Beginn ihres Verschwindens.
	0,00.4	0,0024 — 0,016	0,014 bis 0,0024 Mm. u. s. w.

podengattungen eine Menge Spermatophoren und nicht selten die Hectocotylen selbst antreffen kann, die in die äusseren, peripherischen Theile des Eierstockes eindringen. Bei den meisten übrigen Cephalopoden (*Sepia, Sepiola, Loligo, Rossia,* u. a.) beginnt die Dotterfurchung erst, nachdem das Ei schon gelegt ist und nicht im Leibe des Mutterthieres. Dieser eine Umstand beweist natürlich noch nicht, dass die Eier in diesem Falle durchaus ausserhalb des Eierstockes und der Eileiter befruchtet worden sind. Eher ist anzunehmen, dass zwischen der Befruchtung und dem Beginn des Fruchungsprocesses im Ei bei den letztgenanten Gattungen ein mehr oder weniger bedeutender Zeitraum liegt, während umgekehrt bei einigen anderen (*Argonauta*) dieses nicht des Fall ist, was in der That auch das schnelle Vorwärtsschreiten der Segmentation in den Eiern dieser letzteren Cephalopoden beweist. Die befruchteten Eier werden erst langsam in dem etwas erweiterten Anfangstheile der Eileiter durch die Flimmerbewegungen, die von den Epithelzellen des Peritoneum's herrühren, fortgeleitet, dann aber durch antiperistaltische Contractionen der Eileiterwandungen weiter befördert. Während dieser fortschreitenden Bewegungen unterliegen sie durchaus keinen Formveränderungen, was wahrscheinlich durch die Elasticität des Chorions verhütet wird insofern das Chorion die im flüssigen Eiweiss schwimmende, zähe und nach der Befruchtung kugelförmig zusammengeballte Masse des Nahrungsdotters und den diesen letzteren allseitig umhüllenden Bildungsdotter vor äusserem Drucke schützt. Nur beim Verlassen des verhältnissmässig engen Endtheiles des Eileiters dehnt sich ein jedes Ei in der Richtung seiner Längsaxe aus, indem es durch Contraction des hier befindlichen, ringförmigen Sphincter's zur Geschlechtsöffnung herausgepresst wird, und erhält hiermit die definitive Form eines am oberen Pole etwas zugespitzten Ovoides, so dass es im allgemeinen einem Hühnereie ähnlich ist. Unmittelbar beim Verlassen des Eileiters werden die reifen befruchteten Eier von *Sepia, Sepiola, Loligo und Rossia* noch von einer besonderen, im Wasser rasch erstarrenden,

schleimigen Masse umgeben, die von den Nidamentaldrüsen abgesondert wird und sich manchmal mit dem Secret des Dintenbeutel's (wie Z. B. bei *Sepia officinalis* vermischt. Werden die Eier einzeln, in verschiedenen Intervallen ausgestossen, so bildet die sie umgebende dunkelbraune Masse, welche sich aus den beiden bezeichneten, verschiedenen Flüssigkeiten zusammensetzt, auf jedem Ei eine dicke mehrschichtige Kapsel, die zum Anheften mit einem verschlungenen Stiele versehen ist (*Sepia officinalis*, *Rossia macrosoma*). Kommen jedoch die Eier partieenweise aus dem Eileiter heraus, so nimmt die in diesen Fällen klare Schleimmasse, indem sie sich langsam über sie ergiesst, die Form eines kürzeren oder längeren, schlauchförmigen Sackes an, welcher von 8 (*Sepiola*) bis 120 (*Loligo*) und noch mehr Eier (*Ommastrephes* u. a.) enthält. Bei der vor kurzem von *Grenacher* (*) beschriebenen, nicht genauer bestimmten Gattung, sowie bei *Argonauta*, *Octopus*, *Tremoctopus* und vielleicht bei allen Octocephalopoden besitzen die Eier keine besondere Eikapsel. Das grünliche Secret, welches von gewissen Eileiterdrüsen bei ihnen ausgeschieden wird, dient ausschliesslich zur Verbindung und Zusammenkittung der Stiele des vollkommen glatten Chorions. Grosse Trauben auf diese Weise unter einander verbundener Eier (z. B. *Argonanta argo*, *Octopus*,) werden vermittelst der nämlichen, äusserst klebrigen Masse bald an die Muschel befestigt, wo sie, deren Spiralgänge ausfüllend, von Weibchen umhergetragen und somit gleichsam bebrütet werden, bald an verschiedene unterseeische Gegenstände. Oben erwähnte ich, dass *Kölliker* die Micropyle übersehen, und die weniger wichtige und lange nicht immer vorhandene Eikapsel für das Chorion angesehen hat, dabei das eigentliche Chorion « Dotterhaut » nennt, während doch in Wirklichkeit bei den Cephalopoden gar keine Dotterhaut vorkommt (**). Wir wissen, dass diese falsche Auffassung nicht haltbar ist, im entgegengesetzten

---

(*) *Zeitschr. für wiss. Zoolog.*, Bd. 24, 1874. 4tes Heft.

(**) *Op. cit.*, pag. 15.

Falle (z. B. bei den Octopoden) müsste man die Existenz des Chorions in Abrede stellen und die glashelle, die Eier umgebende einzige Hülle als Dotterhaut betrachten. Die mehrschichtige Eierkapsel der obenangeführten Decapodengattungen besteht aus zwei Theilen : einem inneren die Eier unmittelbar umgebenden) und einem äusseren compacteren, aus mehreren concentrischen Schichten gebildeten Theile. Die Aufgabe der Eikapsel besteht darin, die Eier vor schädlichen äusseren Einflüssen zu schützen, sowol vor Druck und Stössen, als vor fremden, dem unbedeckten Chorion leicht anhaftenden Körpern. Hiemit lässt sich vielleicht auch die besondere Eigenheit von *Argonauta argo* erklären, dass sie ihre Eier am Ende der von allen eiten geschützten Muschel befestigt und ausserdem noch mit dem eigenen Körper bedeckt. Das ist so ziemlich alles, was mir in Betreff der Entstehungsweise der Cephalopodeneier zu eruiren gelungen ist. Zum Schluss des Capitels will ich noch einiges über die Laichzeit, über die verschiedene Befestigungsweise der Eier und schliesslich über den Ort, wo dieselben abgelegt werden, betreffs der von mir untersuchten Gattungen hinzufügen. Befruchtete Eier von *Sepia officinalis* fand ich in *Neapel* mit Ausnahme des einzigen Monats *August* während des ganzen Jahres vor. Daher scheint es mir höchst wahrscheinlich, dass bei diesem recht verbreiteten Decapoden von einer Laichzeit im eigentlichen Sinne des Wortes nicht die Rede sein kann, so dass die Weibchen je nach Eintritt der Geschlechtsreife zu jeder Jahreszeit befruchtet werden und ihre Keimproducte ablegen können. Bei *Argonauta argo* findet, wie ich das in *Messina* beobachtet habe, das Laichen von Anfang Mai bis Ende August statt. Reife Eier von *Sepiola Rondeletii*, *Loligo vulgaris* und *Ommastrephes todarus* erhielt ich in *Neapel* von Anfang März bis zum halben Juni. Von der besonderen Befestigungsweise der Eier bei *Argonauta argo* war oben die Rede. Die Befestigung der Eier bei *Sepia officinalis*, dessen Weibchen die ersteren an verhältnissmässig seichten Stellen des Meeres ablegt, ist zur Genüge bekannt. Um die Eier zu erhalten, versenkt man ins

Meer unweit vom Ufer ein Geflecht von dünnen Ruthen, an welchen die Sepienweibchen sich reibend ihren Vorrath an befruchteten Eiern ablegen. Auf eben dieselbe Weise laichen allem Anscheine nach auch die übrigen von mir untersuchten Cephalopoden (*Loligo*, *Sepiola*, *Rossia* u. a.), vielleicht mit dem einzigen Unterchiede, dass diese Thiere ihre Eier in bedeutenden Tiefen legen und sie vermittelst der schleimigen Masse an verschiedene Algen, Steine, Muschelschalen von *Cardium*, *Spondylus* etc. (*Rossia macrosoma*, *Sepia biseralis* u. a.) befestigen. Die Eier dieser Cephalopoden werden durch Zufall beim Fang der kleinen Fische (*Pesca di tartanone*) vom Meeresboden heraufgezogen. Die Anzahl der Eier, welche ein jedes Weibchen legt, variirt sehr bedeutend bei den verschiedenen Gattungen. Im allgemeinen scheinen die Zahlen sehr hohe zu sein. Berücksichtigt man das Verhältniss der Grösse des Weibchens irgend einer Gattung oder Species zur Menge der gelegten Eier, so muss man gestehen, dass ein Argonautaweibchen (bei der verhältnissmässig geringen Körpergrösse) eine grössere Nachkommenschaft in die Welt setzt, als alle übrigen von mir untersuchten Cephalapoden. Eine einzelne zu verschiedener Zeit gelegte Eier enthaltende Traube umfasst bei diesem Cephalopodenweibchen nicht weniger, glaube ich, als 10 bis 20 tausend Eier, woher auf den ersten Blick die geringe Zahl erwachsener Argonauten, welche man an den Ufern von *Sicilien* findet, im Allgemeinen sonderbar erscheint. Wahrscheinlich kommen die Jungen dieser Thiere durch verschiedene ungünstigen Umstände sogleich beim Verlassen des Eies in Massen um, so dass nur eine geringe Anzahl von ihnen die Geschlechtsreife erreicht. In Betreff der Fruchtbarkeit muss man die übrigen Gattungen in folgender Reihe aufzählen : *Ommastrephes*, *Loligo*, *Sepia*, *Rossia* und *Sepiola*. Bei den Weibchen der beiden ersten Gattungen enthält der reife Eierstock, welcher fast die Hälfte des ganzen Körpervolumen's ausmacht, eine grosse Menge kleiner Eier, die im ausgebildeten Zustande bis 2 Mm. lang sind. Die verhältmissmässig grossen Eier von *Sepia* und *Rossia*. (*R. macrosoma*) die im Eierstock

verhältnissmässig mehr Raum einnehmen der Fall ist, werden daher auch in weit geringerer Zahl gelegt (nicht mehr als ca. 500-1000 kommen auf je ein Weibchen.). Dasselbe lässt sich über die Eier z. B. von *Sepiola Rondeletii* sagen, die fast die gleichen Dimensionen mit den Eiern eines so grossen Cephalopoden, wie *Loligo vulgaris* oder sogar *Ommastrephes todarus* haben. Nach dem Ablegen der Eier verliert der Eierstock bei allen von mir untersuchten Cephalopoden bedeutend an Umfang, denn alle leeren Graaf'schen Follikel atrophiren. Im Centrum des Eierstocks selbst aber scheint immer ein energischer Theilungsprocess der Epithelzellen und eine fortwährende Umwandlung einiger von ihnen in meroblastische Eier, wie oben beschrieben war, statt zu finden.

Nun bleibt mir noch übrig das über Entstehung der Eier Gesagte zu resumiren und dabei ferner sowohl die Form und Structur des reifen Eies als auch die Anordnung aller einzelnen Theile etwas genauer zu beschreiben, wie sich dieselben von Beginn der Befruchtung bis zum Erscheinen der ersten den Bildungsdotter in die beiden ersten Segmente theilenden Furche praesentiren. Der unpaarige Eierstock der Cephalopoden also, welcher zuerst während der *embryonalen Lebensperiode* in Form einer Gruppe von Mesodermzellen erscheint (Taf. XXXI, Fig. 2 et 3) wird im entwickelten Zustande von einer Menge traubenförmig angeordneter Graaf'schen Follikel gebildet, deren Wandung aus zwei Häuten besteht: (1) aus der dünnen faserigen *Theca folliculi* mit den sie durchziehenden Gefässen und (2) aus der ein- oder zweischichtigen *membrana granulosa*. Ein jedes Primordialei und der aus ersterem entstehende Bildungsdotter des meroblastischen Eies stellt weiter nichts als eine differenzirte und stärker entwickelte Epithelzelle des Eierstock's vor (Taf. XXXI, Fig. 1). Im tiefer gelegenen Theile dieses letzteren beginnt die Entwickelung der Eier und schreitet zur Peripherie desselben weiter fort, wo die Graaf'schen Follikel und die in ihnen enthaltenen Eier ihre vollkommene Ausbildung erlangen. Mit dem Wachsthum der Eizelle nimmt auch das Graaf'sche Bläschen

an Unfang zu, so dass bei Beginn der Entwickelung das Volumen sowol des letzteren als der ersteren gleichmässig grösser wird. Bald jedoch wird der Wuchs des Graaf'schen Bläschens durch stärkere Vermehrung der Granulosazellen beschleunigt, wobei die letztere eine Reihe von in das Innere des Bläschens mehr oder weniger hineinragenden Längs- und Querfalten bilden. Die Gefässtämmchen, die man beim jungen Follikel in der bindegewebigen Hülle vorfindet treten beim fortschreitenden Wachsthum der Granulosa in die Hohlräume ihrer Falten hinein wodurch ein stärkerer Nahrungszufluss bedingt wird. Bald beginnen die vermehrten Granulosa zellen mit der Absonderung von Nahrungsdotter, welcher die primäre Eizelle an den nach unten gerichteten, oberen Pol des Graaf'schen Bläschen's verschiebt. Der bekannte Bildungsprocess der Längs- und Querfalten bewirkt also eine Vergrösserung der drüsigen Innenfläche der Granulosa, die verschiedene, mehr oder weniger consistent werdende Flüssigkeiten (Nahrungsdotter, Eiweiss und Chorion) absondert. In diesem Zustande kann sowol ein jedes Graaf'sches Bläschen als eine einzelne, bis zu einem gewissen Grade sogar selbstständig fungirende, als auch der ganze Eierstock der Cephalopoden als eine zusammengesetzte Drüse betrachtet werden. Das Chorion bildet sich erst nach vollendeter Absonderung des Nahrungsdotters d. h. zu der Zeit, wo das betreffende Ei selbst vollkommen ausgebildet ist. Das schnell erstarrende Chorion ist gleichfalls ein Ausscheidungsproduct der Granulosazellen. Auf diesem Stadium bildet sich die Micropyle, welche ich bei allen angeführten Cephalopoden gefunden habe. Sodann ändert der reife Graaf'sche Follikel seine äussere Form aus einer runden in eine ovale, mit einem etwas zugespitzten oberen und einem stumpfen unteren Pol und das in ihm enthaltene Ei folgt dieser Formveränderung. Oben war bemerkt, dass die Ausscheidung des Nahrungsdotters allmälig zum oberen Pol des Follikels vorrückt, einen kleinen Theil seines Plasma's, das sich über die kugelige Oberfläche des Nahrungsdotters ausbreitet, und einen *äusserst feinen, am oberen Pole sich scheibenförmig verdickenden Ueberzug* für denselben zurück-

lässt (*). Das ziemlich grosse Keimbläschen tritt im Centrum dieser Scheibe des Bildungsdotters deutlich hervor und liegt direct unter der Micropyle. Während der Bildung der Längs- und Querfalten der Granulosa habe ich nicht selten (bei *Sepia*) bemerkt, dass eine grössere Epithelialzelle irgendwo zwischen den Falten, näher zur äusseren Oberfläche des Graaf'schen Bläschens zu liegen kommt. Die Falten schliessen solch eine Zelle ringsum ein und sind mit ihren Kanten verwachsen, so dass an dem fast ausgebildeten Graaf'schen Bläschen ein junges entsteht, welches sich allmälig von ersterem ablöst und somit eine Selbstständigkeit erlangt. Demnach können also die Wandungen eines Graaf'schen Follikels in einem verhältnissmässig kleinen Zeitraume neue Primordialeier hervorbringen, sowie sie anderseits die ganze Masse des Nahrungsdotters, das Eiweiss und das Chorion produciren. Das befruchtete und gelegte Ei der Deca- und Octopoden erinnert, wenn es behutsam aus der Eierkapsel herausgenommen ist, wie schon erwähnt, an die Form eines Hühnereies und hat folgende Bestandtheile aufzuweisen : 1) Ein dünnes, sehr elastisches, glashelles *Chorion* (*ch*), welches am oberen zugespitzten Pole verdickt ist; im Centrum dieses letzteren befindet sich die Mikropyle in Form eines einfachen oder trichterförmigen Canals; 2) Eine unbedeutende Menge wässeriger, durchsichtiger, beim Kochen coagulirender Flüssigkeit, die hier ebenso wie bei den Eiern anderer Thiere gewöhnlich

(*) Der Bildungsdotter umgiebt wol die Oberfläche des Nahrungsdotters und umhüllt ihn, dringt jedoch niemals in denselben ein, noch « durchdringt er die ganze Masse des Eies, » wie dieses *Bobrezky* annimmt (*Op. cit.*, pag. 9). Woher genannter Forscher zur Vorstellung von solch einem « Durchdringen » des Bildungsdotters in den Nahrungsdotter gekommen ist, während dieser letztere doch bekanntlich sich zum Embryo wie ein Nahrungsvorrath verhält und ausser dieser sonst weiter keine Function bei der Entwickelung des Eies hat, kann ich mir nicht erklären. Hierbei sei bemerkt, dass die Furchen, welche die einzelnen Segmente von einander trennen, sich niemals über die Gränze zwischen Bildungs- und Nahrungsdotter hinaus erstrecken. (*Op. cit.*, pag. 10),

Eiweiss genannt wird. Diese Flüssigkeit, die auch in schwachen Lösungen verschiedener Salze und Säuren coagulirt und erhärtet, füllt den engen Raum zwischen Chorion und Bildungsdotter aus; 3) der *Bildungsdotter*, der wesentliche Bestandtheil des Eies besteht aus einem feinkörnigen zähen Protoplasma, welches nach Art eines Ueberzuges den 4ten und letzten Theil des Eies bedeckt-die dickflüssige, resistente Masse des *Nahrungsdotters*, welcher zu dieser Zeit auch eine ovoide Form angenommen hat mit zugespitztem oberen (unter der Micropyle) und stumpfem, unteren Pole (*). Die ganze Masse des manchmal gelblichen und opaken Nahrungsdotters (*Argonauta*) zerfällt entweder in einzelne fettartige Kügelchen oder in verschiedene Plättchen unregelmässiger Form, wenn man den Dotter aus dem Ei heraus presst oder ein unverletztes Ei mit erhärtenden Reagentien bearbeitet. Im frischen Zustande erscheint der Nahrungsdotter im Ei bei durchfallendem Lichte vollkommen durchsichtig, bei auffallendem Licht aber opalisirend, homogen und stark glänzend (*Sepia, Sepiola, Loligo* u. a.) Das helle Keimbläschen (der Kern der Eizelle) befindet sich am oberen Pole des Eies unter der Micropyle, mitten im verdickten, scheibenförmigen Theile des Bildungsdotters. In diesem wichtigsten Theile des letzteren machen sich bei einigen der von mir untersuchten Gattungen (*Loligo*, *Argonauta*) besondere, dunkele, pigmentirte Körner bemerkbar, welche im Protoplasma und hauptsächlich um das Keimbläschen herum zerstreut sind. Ich halte dieselben für com-

---

(*) Im Cephalopodenei befinden sich noch ausserdem (1-3) Richtungsbläschen, welche nach der Befruchtung auftauchen. Dieses sind durchsichtige, kernlose Protoplasmaklümpchen, an denen man nicht selten contractile, amoeboide Bewegungen beobachten kann. Die Richtungsbläschen schwimmen am oberen Pole des Eies (unter der Mikropyle) in der mit Eiweiss bezeichneten Flüssigkeit frei umher. Bei der Entwickelung spielen sie eine passive Rolle (wie dieses auch für andere Thiere nachgewiesen ist) und verschwinden am Anfange der IIten Periode d. h. bei Anlage der Organe des Embryos. Ihre Zahl ist recht unbeständig und häufig vereinigen sich ihr zwei zu einem grösseren.

pactere Anhäufungen derselben Plasmakörnchen, die nur an bestimmten Stellen im Bildungsdotter sich dichter zusammen geballt haben. Im frischen Ei sind die Gränzen zwischen Bildungs- und Nahrungsdotter infolge der Durchsichtigkeit beider (Z. B. bei *Loligo, Sepiola, Ommastrephes, Rossia* und *Sepia*) kaum zu bemerken. An den Eiern von *Argonauta argo* aber, welche einen dunkelen, undurchsichtigen Nahrungsdotter besitzen, lässt sich die betreffende Sonderung recht deutlich beobachten. Vermittelst Reagentien (*) gelang es mir stets, mit was

(*) Die angewandte Methode besteht in Folgendem. Das frische Ei von *Loligo vulgaris* z. B. bringe ich (ohne das Chorion zu entfernen) auf 2 Minuten in eine 2 % Chromsäurelösung. Sodann wird das Ei in ein Uhrgläschen übertragen welches Süsswasser enthält, dem ich einen Tropfen Essigsäure hinzufüge. Hierin verweilt das Ei nicht länger als 2 Minuten, worauf das gequollene Chorion sich leicht abziehen lässt. Der Nahrungsdotter ergiesst sich dabei ins Wasser, wo er auseinander fliesst und nur der etwas erhärtete Bildungsdotter, der im Allgemeinen seine frühere Form beibehält, bleibt übrig. Wenn noch ein gewisser Theil des Nahrungsdotters in den Vertiefungen des Blastoderms (z. B. im centralen Theile) zurückbleibt, so braucht man das Wasser nur zu entfernen d. h. die Oberfläche des Nahrungsdotters mit der Luft in Berührung zu bringen, damit er sofort dermassen flüssig wird, dass er bei neuem Hinzugiessen von Wasser an die Oberfläche des letzteren kommt. Durch Auswaschen des Präparats erhalten wir, je nach dem Stadium des Eies, entweder die Schicht des Bildungsdotters allein oder, während der Segmentirung, mit den Zellen, ohne jegliche Beimischung von Nahrungsdotter. Nun kann das Präparat mit Karmin gefärbt und in Glycerin eingeschlossen werden. Die energische Einwirkung der Chromsäure äussert sich zuerst am Chorion, und pflanzt sich dann durch dasselbe auf die inneren Theile des Eies fort, wobei das Eiweis und der Nahrungsdotter keine Zeit haben, zu coaguliren und zu erstarren. Indessen genügt dem zartem Bildungsdotter die kurze, 2 Minuten dauernde Einwirkung der Säure, um sich zusammen zu ziehen und zu erhärten, so dass er nach Entfernung des Chorions, des Eiweisses und des Nahrungsdotters in Form einer dunkleren, ziemlich consistenten Haut erscheint. Diese Bearbeitung des Cephalopodeneies ist, wie der Leser sieht, auf dem differenten Verhalten seiner einzelnen Bestandtheile zu ein- und demselben erhärtenden Medium begründet, was natürlich von der Quantitätsverschiedenheit des Bildungs- und Nahrungsdotters abhängt. Die ganze Aufgabe besteht eben

für Cephalopodeneiern ich auch immer zu thun hatte, Bildungs- und Nahrunzsdotter vollständig von einander zu trennen. Dieser Umstand beweist, wie mir scheint, deutlich, dass 1) bei allen Cephalopoden der Nahrungsdotter vor Beginn der Furchungsprocesses von einer dünnen Schicht des Bildungsdotters ringsum eingehüllt ist, dass 2) nur der letztere der sog. *partiellen Furchung* unterliegt und dass 3) die aus ihm durch den Theilungsprocess am oberen Pole des Eies hervorgehende Gruppe von Embryonalzellen, welche in der Folge zwei übereinander gelagerte Blätter bildet, einzig und allein von den Elementen des Bildungsdotters ihren Ursprung nimmt. Im nächstfolgenden Capitel hoffe ich es noch klarer zu beweisen, dass der Nahrungdotter des Cephalopodeneies an der Bildung der Keimblätter, wie dieses erst vor kurzem noch *Ray-Lankester* in einer von seinen Arbeiten (*) behauptet hat, durchaus keinen Antheil nimnt.

Die erste Entwickelungsperiode der Cephalopoden: von dem Beginn der Segmentation bis zur ersten Anlage der Organe.

1. *Die Theilung des Bildungsdotters und die Anlage der Keimscheibe.*

In vorhergehenden Capitel habe ich die Bildungsweise der Eier bei den verschiedenen Gattungen der Cephalopoden und zugleich die Structur der reifen und befruchteten Eier beschrie-

---

darin, den Bildungdotter etwas zu härten, ohne dass die Wirkung der Chromsäure auf den Nahrungsdotter sich erstrecke, welch letzerer bei anhaltenderer Einwirkung der Chromsäure in eine compacte, tief schwarze Masse verwandelt wird. Dass man auf angeführtem Wege den Bildungsdotter vom Nahrungsdotter *vollkommen* trennen kann, darüber zweifle ich nunmehr gar nicht und bin daher durchaus nicht geneigt, den auf diese Weise künstlich isolirten Bildungsdotter als Dotterhaut zu betrachten, wie dieses ganz unbegründet *Bobrezky* thut. (*Op. cit.*, pag. 9.)

(*) *Observations on the developpement of the Cephalopoda* (Quartely Journal of microscop. science. 1875).

ben. Mit einem Worte, ich kam bis zur Beschreibung desjenigen Zustandes derselben, wo in ihnen der embryonale Process beginnt, der sich in der Furchung des Bildungsdotters äussert. Zur Beschreibung der Furchung in ihren verschiedenen Stadien übergehend, muss ich hier bemerken, dass der ganze Cyclus der betreffenden Vorgänge für alle von mir untersuchten Octo- und Cephalopoden (*Sepia, Sepiola, Loligo, Argonauta*) im Grunde ein und derselbe ist. Da auch die übrigen Entwickelungsvorgänge (Bildung des Blastoderms, der Keimblätter, etc.) bei diesen beiden Gruppen der Cephalopoden unter einander sehr ähnlich sind, so werde ich im allgemeinen, um unnützen Wiederholungen aus dem Wege zugehen, hier hauptsächlich über die auch in anderer Beziehung von mir genauer untersuchte Entwickelungsgeschichte von *Loligo* (*L. vulgaris* und *L. Sagittata*) sprechen. Nur gelegentlich sollen vergleichsweise einige Unterscheidungspuncte der Entwickelung der übrigen von mir untersuchten Gattungen angeführt werden. Ueber die Entwickelung von *Loligo* haben *Kölliker* (*), in letzterer Zeit *Ray-Lankester* (**) und *Bobrezky* (***) gearbeitet. In der Einleitung zu meiner Abhandlung habe ich erwähnt, dass die Arbeit *Kölliker's* nunmehr als ziemlich veraltet zu betrachten sei, da sie eine Menge Fehler und bedeutende Lücken enthält. Wenngleich *Kölliker* sich eingehender mit der Entwickelung des Embryos von *Sepia* beschäftigt hat, so vergleicht er mit einigen Stadien des letzteren doch auch die ihm nur selten zugänglich gewesenen Embryonen von *Loligo vulgaris*. Die Untersuchung des genannten Gelehrten bezieht sich übrigens mehr auf die äusseren Formveränderungen des betreffenden Decapoden, und sowol hier als auch bei *Sepia* und

---

(*) *Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden*, 1844, pag. 31 u. f., wo er unter anderem das Stadium mit *sechs* Segmenten beschreibt. Vergl. meine *Zoolog. embryolog. Untersuchungen*, pag. 342 und die von Bobrezky, *Op. cit.*, pag. 8.

(**) *Quarterly Journal of microscop. science*, 1875.

(***) *Nachrichten der Gesellschaft der Freunde der Naturwissenschaften*, etc. Bd. XXIV, 1. Heft.

den anderen von ihm untersuchten Cephalopoden (*Argonauta, Tremoctopus*) stellt er die Existenz der Keimblätter und überhaupt ihre Bedeutung für die Bildung der Organe des Embryo's in Abrede (*Op. cit.*, pag. 167). Indem er somit die Frage über den histologischen Bau der letzteren bei Seite lässt, unterscheidet er dennoch an der Keimscheibe drei äusserliche Abschnitte und zwei Schichten : eine äussere und eine innere (*). Der Wirklichkeit so nah kommend, hat sich *Kölliker* leider doch nicht der Mühe unterzogen, diese Frage genauer zu untersuchen. Ganz anders erscheint in dieser Hinsicht die oben angeführte Abhandlung von *Ray-Lankester* (**). Letzterer Autor hat sich hauptsächlich mit dem Studium der Entwickelung von *Loligo* und *Octopus* befasst. Am vollendetsten erscheinen seine Untersuchungen über die Entwickelung der Augen bei *Loligo*. Was jedoch seine Beobachtungen über die Bildung der Keimblätter und des Darmkanal's betrifft, so hat *Ray-Lankester* hier Fehler gemacht, welche weiter unten eine Erörterung finden werden. Den Furchungsprocess hat er nur oberflächlich untersucht, was seine ungenaue Abbildung der Keimscheibe beweist, welche er in dem « Summary of zoological observations » gegeben hat. Oben habe ich eine andere werthvolle Arbeit *Grenachers* (***) erwähnt, worin die Beschreibung der Entwickelungsgeschichte einer nicht genau bezeichneten Cephalopodengattung aus der Gruppe der Myopsiden geliefert wird. Die Resultate, welche *Grenacher* z. B. in Betreff der Entstehungsweise des Darmkanals erzielt hat, bestätigen in mancher Hinsicht die Beobachtungen von *E. Metschnikoff* und stehen, wie dieses aus meinen vorläufigen Mittheilungen ersichtlich ist, im Einklange mit einigen dort von mir beschrie-

---

(*) « Die drei äussersten Schichten oder Lagen dieses Keimes » etc. (pag. 27) und ferner : « . . . . das sder Keim in zwei Schichten sich sonderte, eine innere und äussere, bildet den inneren und äusseren Dottersack und . . . letztere bildet den Embryo mit allen seinen Organe . . . . » etc. (page 61).

(**) *Op. cit.*, pag. 37-46. Taf. IV-V.

(***) *Op. cit.* pag. 419-498. Taf. 39-42.

benen Thatsachen. In Folgendem werde ich auf diese Arbeit zurückkommen und gehörigen Ortes auf die Differenzen hinweisen, welche zwischen unseren Untersuchungen stattfinden. Nun will ich mit der Darlegung meiner Beobachtungen fortfahren, die mit der Beschreibung der Oogenese bei den Cephalopoden begonnen und bis zum Moment der Befruchtung durchgeführt worden ist. Die häufige Erscheinung, dass sich der Dotter nach erfolgter Befruchtung zusammenzieht, findet auch bei den Cephalopoden statt, wobei der Raum zwischen dem Chorion und der Masse des Nahrungsdotters sich etwas ausdehnt. Oben habe ich einige Thatsachen angeführt, welche für die Ansicht, dass die reifen Cephalopodeneier in dem Momente befruchtet werden, wo sie aus dem Eierstock in die Bauchhöhle fallen, sprechen. Wie gesagt, findet bei den Cephalopoden nur eine Theilung des Bildungsdotters statt. Das Primordialei (Ovulum) welches wie wir sahen, sich in einen dünnen, den Nahrungsdotter umgebenden plasmatischen Ueberzug verwandelt (*), ist (nach erfolgter

(*) Wenn wir (unabhängig von den dargelegten Thatsachen und im Einklange mit der allgemein angenommenen Ansicht) uns den Bildungsdotter des Cephalopodeneies als Scheibe, richtiger Kappe, welche dem Nahrungsdotter am oberen Pol aufliegt, vorstellen, so drängt sich uns die Frage auf, auf wessen Kosten sich eigentlich die Blastodermzellen vermehren, die schliesslich den ganzen Nahrungsdotter ringsum einhüllen? Von wo die ganze Plasmamasse dieser Zellen herrührt, wenn wir als Ausgangspunce der Proliferation nur die runde Keimscheibe betrachten, die auf Fig. 25 (Holzschn.) abgebildet ist? Wenn dieser Entwickelungsprocess nur auf Kosten des aufgesogenen Nahrungsdotters vorgehen sollte, so wäre auch ohne ein besonderes Bildungsmaterial (welches in Form des das Ei einhüllenden Bildungsdotters erscheint) ein Wachsthum der Blastodermzellen des Proembryos und die weitere Vermehrung derselben über die ganze Oberfläche des Nahrungsdotters noch denkbar. In solch einem Falle müsste sich eine Abnahme der Masse des letzteren bemerkbar machen, während diese in Wirklichkeit doch nicht statt findet, selbst nicht einmal bei Bildung des ganzen Blastoderms (während der ersten Entwickelungsperiode) überhaupt. Messungen, welche dies bezüglich an den Zellen und dem Umfange des Nahrungsdotters vorgenommen wurden, bestätigen die letzte Annahme nicht.

Befruchtung) in folgender Weise zusammengesetzt : Das feinkörnige, bald durchsichtige, bald trübere Protoplasma nebst seinen oben beschriebenen dunkleren Körnern häuft sich zum grössten Theil am oberen Pol des Eies (unter der Mikropyle) in Form einer dickeren, runden Scheibe (Taf. XXXII, Fig. 18. *A.* Bd.) an, in deren Centrum sich das glashelle Keimbläschen befindet.

Dieser ganze unter normalen Verhältnissen gewöhnlich recht durchsichtige, centrale Theil des Bildungsdotters zieht sich in Folge der Behandlungsweise der Eier (siehe oben) etwas zusammen und erscheint nach Entfernung des Nahrungsdotters als runder, dunklerer Fleck. Der peripherische, mehr dünnflüssige Theil des Plasma's der Eizelle, welcher sich auf der Oberfläche des Nahrungsdotters ausbreitet und ihn allseitig vollkommen umschliesst, erscheint nach besagter Bearbeitung mit Reagentien als dünne Membran, die am frischen Ei kaum zu bemerken ist. Das äusserst geringe Quantum Protoplasma, durch welches das den Nahrungsdotter umgebende Häutchen gebildet wird, ist von feinkörniger Beschaffenheit, bei radiärer Anordnung der Körnchen um die dunklere Scheibe als Centrum. Selbst bei äusserst vorsichtiger Isolation zerreisst dieser Ueberzug, richtiger diese plasmatische Membran, die den Nahrungsdotter einhüllt, sehr leicht. Vermittelst Präparirnadeln auf dem Objectträger ausgebreitet, kräuselt sie sich und bildet eine Reihe von Falten (Taf. XXXII, Fig. 10). Ausser den feinen Körnchen, welche z B. bei *Loligo* nach der üblichen Behandlung des Eies sichtbar werden, enthält das durchsichtige Protoplasma des Bildungsdotters auch im frischen Zustande, wie schon erwähnt, eine nicht bedeutende Anzahl dunkler Körnchen, welche sich im centralen Theile der Keimscheibe um das Keimbläschen herum gruppiren. Die grösste Anzahl solcher Körner habe ich in den Eiern von *Argonauta argo* und *Loligo vulgaris* gefunden. Ferner kommen im Bildungsdotter kleine, helle Kerne vor, die wahrscheinlich als Ueberreste der Kerne der zerfallenen, zur

Bildung des Eiweisses und vielleicht auch des Chorions (*) verbrauchten Granulosazellen zu betrachten sind. Die Dotterfurchung bei den von mir untersuchten Cephalopoden erinnert ihrer Form nach im allgemeinen an den Segmentationsprocess der meroblastischen Eier von Vögeln, Schildkröten und Selachiern (**).

Der Process geht gewöhnlich so vor sich, dass alle Furchungszellen zuerst nur an einem der beiden Pole des Eies (*Ovula periblastica*) enstehen. Die Theilungsfurchen gehen von dem centralen, oben beschriebenen, scheibenförmigen Theile des Bildungsdotters aus und setzen sich dann erst allmälig auch auf die benachbarten Theile des letzteren, die sich über die ganze Oberfläche des Nahrungsdotters erstrecken, fort. Diesem letzteren kommt hierbei eine durchaus passive Rolle zu, denn er nimmt, wie gesagt (im Gegensatze zur falschen Ansicht von *Ray-Lankester*) bei den Cephalopoden keinen directen Antheil weder am Furchungsprocesse, noch ebenso wenig an der Bildung des Embryo's. Die Theilung der Segmente und die Bildung der grossen und kleinen Furchungszellen pflanzt sich, an der Oberfläche beginnend, auf die tiefsten Theile des Protoplasma's fort, wobei sich auch die Kerne (0,016 Mm) als Derivate des Keimbläschens vervielfältigen. Die vollständige Theilung der Segmente und Zellen (durch Längsfurchung und durch quere Abschnürung der Spitzen) fällt mit der Theilung und Dislocation der Kerne zusammen. Da die grossen und kleinen Theilungsfurchen auf der Oberfläche des Dotters enstehen und erst später allmälig in die tieferen Plasmaschichten vordringen, so ist hieraus ersichtlich, dass der Theilungsvorgang im Bildungsdotter anfänglich nicht nur vom Centrum (von scheibenförmigen Theil) zur Peri-

---

(*) *Op. cit.*, pag. 37 (« From the cells forming the mucous-like epithelium of these folds, albuminous matter is continnally added to the egg, and at a certain stage of its developement the cells themselves continually proliferate or bud off from the folds into the egg-mass »). RAY-LANKESTER.

(**) Wie dieses aus den Untersuchungen von A. KOWALEWSKY u BALFOUR (*Monograph. of the developement of Elasmonbranch fishes*, 1878. Pl. I, Fig. 2-3) ersichtlich ist.

pherie (in der Richtung zum unteren Pol) sondern auch von der Oberfläche des Eies nach innen vorschreitet. Der Zeitraum zwischen der Befruchtung des Eies und dem Erscheinen der beiden ersten Segmente dauert bei *Argonauta argo* (ungefähr) 1-2 Stunden, während er bei anderen (*Sepia*, *Sepiola*, *Loligo*, *Ommastrephes*, *Rossia*) wahrscheinlich nicht weniger als 5-8 Stunden ausmacht. Unter den Eiern, die mir gebracht wurden (bei deren Aufsuchen natürlich eine mehr oder weniger geraume Zeit verstrich), gelang es mir, solche Eiersäcke (*Loligo*, *Sepiola*) oder Eierkapseln (*Sepia*) zu finden, in denen die Mehrzahl der Eier sich noch in den Anfangstadien des Furchungsprocesses befanden. Die erste Furche tritt zuerst im Centrum des verdickten Theiles des Bildungsdotters als dünner, aber scharfer Strich auf, welcher das Keimbläschen, sowie das letzteren discoidal umgebende Protoplasma in zwei gleiche Theile theilt (Taf. XXXI, Fig. 6). Nach Verlauf von 2 Stunden (*) hat diese erste Furche, die über der Längsaxe des zukünftigen Embryos (von der Rücken- zur Bauchseite) tritt, sich mehr und mehr in die Tiefe des Bildungsdotters und theilweise auch auf den peripherischen Theil des letzteren erstreckend, diesen in die beiden ersten Segmente getheilt, genauer in zwei an einander gelegte, nicht ganz getrennte halbe Ovoide, die den ganzen Nahrungsdotter umfassen (Taf. XXXII, Fig. 18. *B.*) Ich muss hier erinnern, dass sowol diese erste als auch die übrigen nach ihr entstehenden Segmentationsfurchen den unteren Pol des Eies eigentlich nicht ganz erreichen, sondern gewöhnlich in der Gegend des Aequator's sich im Plasma verlieren. Die glatten, scharf contourirten Innenkanten der beiden ersten Segmente divergiren nicht an der Gränze des centralen und peripherischen Theiles des Bildungsdotters, wie dies *Kölliker* z. B. für *Sepia* fälschlich abgebildet hat. Im allgemeinen geht der Theilungsprocess des Bildungsdotters anfangs ziemlich langsam vor sich, so dass man bei auf-

(*) Wie diese, so beziehen sich auch die folgenden Angaben der Zeiträume, welche zwischen den verschiedenen Segmentationsphasen liegen, auschliesslich auf *Loligo vulgaris*. (*Op. cit.* Taf. I, Fig. 1).

merksamer Beobachtung manchmal die Ortsveränderungen der dunkleren Körnchen und dann auch das Hervortreten und Wiederzurückziehen von plasmatischen Fortsätzen an den Furchungszellen sehen kann, ein Schauspiel, welches an die bekannten Plasmaströmungen eines Plasmodium's, einer Amoebe, etc. erinnert. Das nach der Befruchtung nicht verschwindende Keimbläschen (*) (der Kern des Primordialeies) wird durch die über ihn verlaufende erste Furche in zwei glashelle, kleinere Kerne getheilt (Taf. XXXI, Fig. 6), welche einander gegenüber unweit vom Rande der Segmente, in der Mitte der Scheibe Stellung nehmen. Zwischen dem ersten und dem nächstfolgenden Stadium der Dottertheilung vergehen 8-10 Minuten, ohne das die geringste Veränderung zu bemerken wäre.

Erst gegen Ende der zweiten Stunde erscheint auf ganz dieselbe Weise wie die erste die zweite Furche, deren Richtung senkrecht zur ersten ist. Die beiden Furchen, welche sich gewöhnlich gerade unter der Micropyle im rechten Winkel kreuzen, theilen den discoidalen Theil des Bildungsdotters in 4 gleiche Segmente (Taf. XXXI, Fig. 7). Indem die secundäre Furche (β) über den beiden Kernen der zwei primären Segmente auftritt, werden auch die Kerne veranlasst, in zwei Hälften zu zerfallen (**). Als Resultat erhalten wir somit *vier* je einen Kern

---

(*) Da der nunmehr bekannt gewordene s. g. kariolytische Process noch nicht erforscht war, so habe ich damals auf die Theilung des Kernes weniger Aufmerksamkeit verwandt, infolge dessen ich jetzt auch nicht mit Gewissheit behaupten kann, ob das Keimbläschen in den Cephalopodeneiern verschwindet oder persistirt.

(**) Hier sei bemerkt, dass die Anregung zur Theilung des Plasma's dem Anscheine nach *nicht* von den Kernen ausgeht, sondern dem genannten Processe gehen immer verschiedene Strömungen der Körnchen im Plasma voraus, welche auf dem Wege der directen Beobachtung nachgewiesen werden können und wahrscheinlich durch irgend welche Molocularvorgänge hervorgerufen werden. Jene Erscheinung äussert sich darin, dass die Körner von der Stelle, wo die den Kern und das Plasma theilende Furche auftreten soll, in's Innere der beiden neuentstehenden Zellen sich zurückziehen und zwar von zwei gegenüberliegenden Puncten der zukünftigen Furche.

führende Segmente. An der Stelle, wo die Gipfel dieser vier Zellen zusammentreffen, entsteht ein kleiner, hellerer Zwischenraum, welcher schon während der nächsten Stadien der Segmentation verschwindet. Hier sei erwähnt, dass nicht nur die beiden primären, sondern auch alle in der Folge entstehenden Segmente nicht eine Spur einer Membran aufzuweisen haben. Vom Nahrungsdotter isolirt, nehmen sie die Gestalt eines rundlichen Plasmaklümpchens an, in welchem der helle Kern eingeschlossen ist. *Kölliker*, welcher von einer besonderen Membran der Furchungszellen spricht (« Ihre Membran ist ganz durchsichtig und zart » pag. 21. *Op. cit.*), schloss sich augenscheinlich der seinerzeit dominirenden, jedoch nicht immer richtigen Anschaung über den Bau der Zelle an. Die einzige richtige Abbildung in der Arbeit des genannten Forschers, welche das Stadium mit 4 Segmenten (*) darstellt, zeigt deutlich, dass er Gelegenheit gehabt, nur flüchtig, vielleicht ein bis zwei Mal, jedes einzelne Furchungsstadium zu untersuchen, was er ja auch selbst eingesteht (**). Ueberhaupt weist, wie wir später sehen werden, die Ungenauigkeit seiner Zeichnungen, welche den Furchungsprocess im Ei, vom 3-ten bis 8-ten Stadium inlc. darstellen sollen, auch noch auf den Umstand hin, dass *Kölliker* die Eier beim Herausnehmen aus der Eierkapsel wahrscheinlich stark gedrückt, dadurch die normale Lage der Segmentationszellen beeinträchtigt hat und so zu falschen Schlüssen verleitet wurde. Ueberhaupt sei bemerkt, dass bei unvorsichtigem Abziehen der Eierkapsel ich selbst öfter dergleichen abnorme Präparate erhalten habe, wie genannter Forscher sie beschreibt, und ich mich daher in ihrer Bedeutung nicht zu irren glaube, weil mir im Verlaufe meiner weit anhaltenderen Beobachtungen, eine ganze Menge Eier der verschiedenen Cephalopodengattungen in allen Stadien der Segmentation in die Hände gekommen sind. Bei Vergleichung

(*) *Op. cit.*, Taf. I, Fig. 2.
(**) *Op. cit.*, pag. 24.

der Abbildungen, die genaue Copien der verschiedenen Segmentationsstadien des Cephalopodeneies darstellen, mit den bezüglichen Zeichnungen von *Kölliker* (*), wird man schwerlich mit dem Ausspruche *Metschnikoffs* (*Op. cit.*, pag. 10) (**) einverstanden sein, dass « genannter Forscher besonders eingehend die Bildung der Embryonalzellen studirt und daher die Theilungsprocesse des Dotter's ausgezeichnet beschrieben habe. » Schon ganz anders äussert sich hierüber *Ray-Lankester*, welcher sechs Jahre zurück den Furchungsprocess im Ei von *Loligo* beschrieb : « The cleavage has been described by *Kölliker*; it does not proceed so regulary as he has representend » (***). Wenden wir uns nun zu den weiteren Stadien der Furchung des Bildungsdotters der Cephalopoden. Das dritte, äusserst wichtige Stadium weist zuerst darauf hin, dass die Theilung von nun an eine unregelmässige und eigenartige wird (IV). Diese Veränderung der anfangs regulär (2-4) verlaufenden Theilung in eine unregelmässige geht bei allen von mir untersuchten Cephalopoden in folgender Weise vor sich. Zehn Minuten nach Sonderung

---

(*) *Op. cit.*, Taf. I, Fig. 2-7.

(**) Um so sonderbarer erscheint mir die Hartnäckigkeit, mit welcher Kölliker (*Entwickelungsgesch. d. Menschen u. d. h. Thiere*, 2. Aufl., 1876, pag. 62) sich weigert, die Fehler zuzugeben, und, seine dreissigjährige Beschäftigung mit der Wissenschaft betonend, glaubt er den Leser seines Lehrbuchs dadurch zu überzeugen, dass er Recht hat. Die 1877 veröffentlichten Untersuchungen *Bobrezkys*. (*Op. cit.* pag. 6, 8, u. f. t.) haben hinlänglich bestätigt, wer in diesem Falle Recht hatte. . . . Der Leser mag nach allem selbst beurtheilen, in wiefern ich (in Bezug auf den Segmentationsprocess bei den Cephalopoden) « im Grunde dasselbe beschrieben hätte. » (Kölliker, *Op. cit.*, pag. 62).

(***) *Op. cit.*, pag. 38. (*Quart. Journal of microscop. science.* Vol. XV.)

(IV) Da vorliegende Arbeit geschrieben ist noch vor Erscheinen der bekannten Abhandlungen von *Fol, Bobrezky, Ray-Lankester* u. a. über die embryologische Entwickelung der Mollusken, so konnte ich freilich damals noch nicht wissen, dass sowol diese als auch die folgenden Stadien (abgesehen von einigen Modificationen) für alle Repräsentanten des Typus der Mollusken characteristich seien.

der beiden untersten Segmente (die, wie sich später erweist, auf der Rückenseite des zukünftigen Embryos sich befinden), fangen sie an, sich an zwei zu beiden Seiten des centralen hellen Zwischenraumes gelegenen Puncten auszudehnen, d. h. also in der Gegend, wo die erste (α) und zweite Furche (β) zusammenstossen. Die Plasmaströmungen richten sich hierbei gerade gegen die Kerne der unteren Segmente und regen sie dadurch gleichsam zur Theilung an. Jeder der beiden Kerne dehnt sich in der Richtung parallel zur secundären Furche (β) aus und theilt sich alsbald in zwei neue, sich von einander entfernende, kleinere Kerne. Dieses geschieht, ich wiederhole es, in dem Momente, wo an den beiden Puncten *a* und *b*, die gleichsam als Ausgangspuncte der Plasmaströmungen zu betrachten sind, zwei feine Furchen enstehen, welche, sich in einem spitzen Winkel gegen die primäre Furche (α) richtend, die beiden unteren Segmente in vier theilen. Als Resultat dieser Theilung erscheint die Scheibe des Bildungsdotters in 6 Segmente zerfallen : 2 obere, grössere und breite Segmente (welche auf der Bauchseite des zukünftigen Embryos liegen) und 4 untere (auf der Rückseite des letzteren). Von ihnen lagern sich die beiden *schmalen*, nach oben etwas erweiterten, genau in Centrum des Bildungsdotters, während die beiden seitlichen, grösseren Segmente jederseits sich an die secundäre Furche und die beiden oberen Segmente, die sich noch nicht getheilt haben, anlehnen. In diesem Zustande verharren diese 6 Segmente nur einige Minuten (*). Sobald die seitlichen Furchen *a*, *b*, welche die beiden schmalen Segmente abgetheilt haben, in die Tiefe und über einen grösseren Theil der Scheibe sich auszudehnen beginnen, erscheint schon in einigem Abstande von ihren Gipfeln eine kleine Furche, welche dieselben ziemlich schnell der Quere nach in 4 Theile theilt : in zwei primäre Furchungskugeln, die unmittelbar an die

(*) Aus diesem Grunde möchte vielleicht dieses *Uebergangsstadium* von *Bobrezky* auch unbemerkt geblieben sein (*Op. cit.*, pag. 8). Jedenfalls geschieht die Theilung der 4 Segmente in 8 meiner Ansicht nach nicht auf einmal, sondern wie eben beschrieben.

Furche β gränzen und in zwei schmale Segmente, welche unter ihnen zu liegen kommen (*a*). Mit anderen Worten, dieser ganze einfache Theilungsvorgang der schmalen Segmente besteht in einer schnelleren Abschnürung ihrer Spitzen, eine Erscheinung, die, wie wir weiter sehen worden, sich in den nächsten Stadien oft wiederholt. Wie in den eben dargestellten, so auch in allen folgenden Theilungsvorgängen spielt die oben erwähnte Strömung der Plasmakörnchen, wie es scheint, eine nicht ganz unwichtige Rolle und giebt gleichsam der Kerntheilung die Richtung (*).

Solche Plasmaströmungen treten eben immer gerade in einer Richtung auf, welche den darauf erscheinenden, theilenden Furchen entspricht, d. h. mit anderen Worten : vom Centrum zur Peripherie des Bildungsdotters, wobei die feinen Plasmakörnchen in der Folge von solchen Strömungen gleichsam aufgenommen und bis zur Grenze der Ausdehnung der Furche mit vorwärts befördert werden. Gleichzeitig mit der Einsenkung der Furchen, welche die engen Segmente von den seitlichen trennen, erscheinen im Protoplasma der beiden grossen, oberen Segmente (noch vor Entstehen der beiden ersten Furchungskugeln) auf eben dieselbe Weise zwei radiär verlaufende Furchen, welche sich ihrer seits in 4 ganz gleiche Segmente theilen. Demnach besteht der centrale Theil des Bildungsdotters aus 8 am Gipfel verdickten plasmatischen Segmenten, deren jedes einen Kern besitzt. Alle acht hinter einander gelagerten Segmente sind sternförmig um den Kreuzungspunct der beiden ursprünglichen Furchen α und β gelagert. Nachdem sich die beiden ersten Furchungskugeln volkommen gesondert haben, beginnen die Spitzen der beiden oberen, gegenüber liegenden Segmente ihrerseits sich abzulösen. Da die oberen Segmente grösser sind als die beiden unteren, so erscheinen die beiden sich von ihnen abschnürenden secundären Furchungskugeln ungefähr noch

---

(*) In seiner neuesten Arbeit spricht sich *E. Strassburger* bekantlich auch zu Gunsten des mehr activen Verhalten's des Protoplasma's bei der Zelltheilung aus (s. *Zellbildung und Zelltheilung*. Jena, 1880, pag. 370.)

einmal so gross als die unter ihnen gelegenen primären Furchungskugeln. Auf diese Weise entstehen bei den Cephalopoden im Centrum des scheibenförmigen Theiles des Bildungsdotters die 4 ersten Furchungskugeln, aus denen sich, wie wir in der Folge sehen werden, nachher der centrale Theil der Keimscheibe bildet. Die primäre Furche trennt diese vier Furchungszellen der Länge nach von einander, so dass der Mittelpunct der Scheibe des Bildungsdotters gerade zwischen ihnen zu liegen kommt. Fast gleichzeitig mit der Sonderung der Furchungskugeln vergrössert sich auch die Zahl der Segmente. Das geht in folgender Ordnung vor sich. Zuerst erscheint auf der Gränze der primären Furchungskugeln und der beiden schmalen Segmente (an jeder Seite der letzteren) je eine kleine Furche *b*, *b'*, welche jede der unteren, seitlichen Segmente (mit ihren Kernen) in zwei theilt, sodass aus dieser Theilung sechs untere, vordere (auf der Rückseite gelegene) und vier obere hintere (auf der Bauchseite), also im ganzen 10 Segmente resultiren, welche in radiärer Anordnung die vier primären Furchungszellen umgeben. Mit der Sonderung der 6 unteren Segmente geht auch auf dieselbe Weise die Theilung der beiden seitlichen Segmente vor sich, die oben an die secundären Furchungskugeln grenzen, indem ein jedes von ihnen sich in zwei theilt, was ungefähr gegen das Ende der siebenten Stunde des Furchungsprocesses stattfindet. Alle diese 12 Segmente haben noch unregelmässige Contouren und verschiedene Grösse. Die opalisirenden Kerne (ohne *Nucleolus*) liegen grösstentheils mitten in der Plasmaanhäufung der Zellen und in den dickeren Spitzen der Segmente, welche den discoidalen Abschnitt des Bildungsdotters umgeben. Die unteren, äusserst dünnen Theile der Segmente, welche durch die Furchen nur schwach von einander getrennt sind, erstrecken sich weiter bis zur Peripherie des Bildungsdotters, bis zum Aequator des Eies. Die Furchungszellen haben anfänglich eine unregelmässige Form, welche sich infolge des durch die entstehenden Zellen und Segmente auf sie ausgeübten Druckes verändert. Die blassen Kerne liegen im Centrum einer jeden der Zellen, deren Protoplasma durchsichtiger

erscheint, als der Inhalt der dickeren und dunkleren Segmente. Daher sehen die Furchungszellen im Profil, viel flacher aus, als die Segmente, deren Gipfel auch van der Oberfläche mehr oder weniger convex erscheinen.

Die Reihe der beschriebenen Stadien, während welcher aus den vier ursprünglichen Segmenten des Bildungsdotters vier Furchungszellen und 12 radiär um erstere angeordnete Segmente hervorgingen, beansprucht (bei *Loligo vulgaris*) einen Zeitraum von ungefähr 7 Stunden. Die aufmerksame Beobachtung der folgenden Segmentationsstadien wird verhältnissmässig viel anstrengender, infolge der schnelleren, ungleichzeitigen und dabei oft unregelmässigen Theilung der Furchungszellen und namentlich der Segmente. Aus diesem Grunde wird es recht schwer und schliesslich ganz unmöglich, die weitere Bildung sowol dieser als jener genau zu bestimen. Während der folgenden 4 Stunden wächst die Anzahl der Furchungskugeln bis auf 14, während die Zahl der Segmente sich blos auf 18 vergrössert. Anfangs theilt sich eine jede der 4 Furchungszellen und ihre Kerne in zwei. Dann schnürt sich von jeder der beiden mittleren, seitlichen und den beiden unteren, schmalen Segmenten der obere Theil ab und verwandelt sich in eine Furchungskugel. So entstehen auf einmal 14 neue Furchungszellen von verschiedener Grösse und unregelmässig polygonaler Form (Taf. XXXI, Fig. 8). Alle Zellen sind wie auch vordem um den Kreuzungspunct der primären und secundären Furche α, β gruppirt. Die Furchungskugeln, welche durch Abschnürung der Spitzen aus den primären, schmalen Segmenten hervorgegangen sind, unterscheiden sich sowol durch geringere Grösse als durch helleren Inhalt recht bedeutend von den übrigen Furchungszellen, welche aus Theilen der oberen und seitlichen Segmente entstehen. Während dieser mehr oder minder schnellen Theilung der Furchungszellen fahren wie auch während der früheren Stadien, einige der Segmente fort, der Länge nach je in zwei Theile vermittelst neuer Furchen zu zerfallen. Solch einer Furchung unterliegt z. B. ein jedes der zwei seitlichen und die beiden oberen Segmente, von welchen die beiden secundären

Furchungskugeln sich absonderten. Mit einem Worte, aus diesem sowol als aus allen früher beschriebenen Segmentirungen resultirt schliesslich gegen Ende der 11. Stunde der Furchung des Bildungsdotters der Zerfall der Scheibe des letzteren, die sich im Duchmesser inzwischen etwas vergrössert hat, dafür aber auch dünner geworden ist, in 14 Furchungszellen und 18 Segmente. (Taf. XXXI, Fig. 17). Wenn wir (z. B. bei *Loligo vulgaris*) den Duchmesser des dickeren, centralen Theiles des Bildungsdotter's bei Beginn der Segmentation messen (0,4 Mm) und die erhaltene Zahl mit dem Darchmesser desselben Theiles während des Stadiums mit 18 Segmenten vergleichen, so finden wir ihn im Vergleich zum früheren etwas grösser (0,6 Mm). — Es frägt sich nun, auf welchem Wege solch ein Plasmazuwachs am scheibenförmigen Theile des Bildungsdotters, über welchen eben sich anfangs der Segmentationsprocess nur erstreckt, zu Stande gekommen ist? Sollte die Zunahme derselben nicht eine nur scheinbare sein und auf Kosten seiner Dicke vor sich gehen? Diese Frage kann ich folgendermassen beantworten: wenngleich bei micrometrischen Messungen sich auch heraustellt, das der discoidale Theil mit der Vermehrung der Furchungszellen und Segmente dünner wird, so lässt sich doch meines Erachtens durch diesen einen Umstand allein die ungleichmässige Vergrösserung seines Durchmessers noch nicht erklären. Es scheint mir, als betheilige sich bei der angeführten Zunahme des Bildungsdotters zu dieser Zeit auch die obere Schicht des Nahrungsdotters, der hier etwas dünner und direct unter den Segmenten und Furchungszellen gelegen ist.

Aller Wahrcheinlichkeit nach beginnt schon in diesen frühesten Entwikelungsstadien (wie auch in allen folgenden) die Absorption des Nahrungsdotters von Seiten der Furchungszellen selbst, welche allmälig auf der ganzen Oberfläche des Bildungsdotters auftreten. Wie es scheint, fällt zwischen die 11-te und 12-te Stunde der Entwickelung ein schnell vorübergehendes, aber wichtiges Segmentationsstadium.

Während alle 14 Furchungszellen, welche, sich zu einem kleinen dünnen Blättchen unter einander verbindend, das Cen-

trum des scheibenförmigen Theiles einnehmen, vorläufig unverändert bleiben, schnüren sich von allen 18 Segmenten vermittelst einer äquatorialen Furche (*) auf einmal alle Gipfel ab und verwandeln sich in 18 neue Furchungskugeln, deren Gesammtzahl somit auf 32 steigt. Dieses Stadium (Taf. XXXII, Fig. 10). verdient besondere Beachtung, weil hier zuerst sich die Umrisse der Keimscheibe recht correct gestalten. Im nächstfolgenden Furchungsstadium steigt die Zahl der Furchungszellen bis auf 52 und die der Segmente bis auf 23. Dieses (XIte) Stadium verläuft bei *Loligo* in der Zwischenzeit zwischen der 12 ten und 20-ten Stunde des Furchungsprocesses. Zu dieser Zeit theilt sich eine jede der 14 Segmentationszellen, welche vor Auftreten der Aequatorialfurche entstanden, in zwei (14+14=28), während die 18 neu erschienenen Zellen, die sich vermittelst der ebengenannten Furche von den Gipfeln der Segmente trennten, sich theilweise auch in je zwei theilen, theilweise jedoch noch unverändert bleiben. Auf diese Art und Weise entstehen eben die 52 Furchungszellen, durch deren fernere Vermehrung der sich mehr und mehr erweiternde centrale Theil des Keimes, der zu dieser Zeit $^1/_{10}$ der Oberfläche des Nahrungsdotters bedeckt, sich aufbaut. Der Durchmesser des scheibenförmigen Theiles, welcher nunmehr ausser den erwähnten Bestandtheilen (d. h. dem centralen Antheile des Keimes und dem Gürtel von Zellen, die nach derAequatorialfurche entstanden), auch die verdickten Giptel der Segmente umfasst, misst 0,7 Mm. Die Zahl der Segmente, die sich allmälig von 18 auf 23 vermehrt, geht ebenso wie auf den früheren Entwickelungsstufen aus der Längstheilung derselben in je zwei Hälften vermittelst einer immer grösseren Anzahl neuer, radiärer Furchen hervor. Im vorliegenden Falle theilen sich auf diese Weise die beiden unteren, seitlichen Segmente (jederseits das dritte rechts und links

(*) In meiner früheren Mittheilung (*Archiv für Naturgeschichte*, Bd. 40) ist auf pag. 343-344 statt Meridianfurche Aequatorialfurche zu lesen Dieser Fehler ist dort von mir übersehen worden.

von den schmalen Segmenten) und irgend eines von den äussersten oberen Segmenten (18 + 5 = 23. Während für alle Stadien bemerkt war, dass zugleich mit der Vergrösserung der Anzahl von Furchungszellen eine mehr oder minder energische Furchung der Segmente stattfindet, treffen wir auf dieser Stufe des Furchungsprocesses schon die umgekehrte Erscheinung an. So finden wir vom nächsten Stadium an (dem XII ten also, welches zwischen die 24te und 25te Stunde des Theilungsprocesses fällt), dass die fernere Theilung der Segmente, sowol in der Längs-als der Querrichtung (d. h. infolge einer Abschnürung ihrer Gipfel) zurück zu bleiben beginnt und langsamer, dabei aber nicht so gleichmässig wie bisher, vor sich geht. Aus solch einer Verzögerung im weiteren Theilungsverlauf der Segmente resultirt, dass die von ersteren wie von einem Ringe umgebenen Furchungskugeln, welche sich ununterbrochen zu theilen fortfahren, keinen freien Ausgang an der Peripherie des Bildungsdotters finden, sich etwas über den Nahrungsdotter erheben und diesen in den so entstandenen kuppelartigen, centralen Antheil der Keimscheibe hinein ziehen. Die Gründe einer solchen beschleunigten Vermehrung der centralen Gruppe der Segmentationszellen bestehen 1) in dem früheren Entstehen derselben und 2) in ihren geringeren Dimensionen im Verhältniss zu den Segmenten. Daher ist auch der Zeitraum, welchen die vollkommene Theilung der Furchungskugeln in Anspruch nimmt, verhältnissmässig kleiner als der, welchen die Segmente zu ihrer Abtheilung bedürfen. Der auf diese Weise entstehende basale Centralabschnitt der Keimscheibe (die Discomorula) besteht aus 76 Furchungszellen von verschiedener Form und Grösse. Die Anzahl der Segmente, welche von recht verschiedener Breite sind, wächst bis auf 32. Der Ursprung sowol dieser als jener ist folgender. Eine jede der 46 Segmentationszellen (XI te Segmentationsstadium), welche aus den 6 primären Zellen hervorgingen (vergl. Stadium VIII und IX) theilt sich in zwei. Die anderen 18 grösseren Furchungszellen, welche ringförmig an der Grenze der Gipfel der Segmente angeordnet sind (s. Stad. X u. XI) und sich von letzteren vermittelst der Aequatorialfurche getrennt

haben, bleiben während dieses (XII ten) Stadiums unverändert. Von den 10 der Zahl nach fehlenden 48 + 18 = 66 Furchungszellen (deren Gesammtzahl, wie gesagt, 76 ausmacht), sondern sich wahrscheinlich 6 (auf oben beschriebene Weise) von den Gipfeln der anderen 6 Segmente, die sich auch ihrerseits der Länge nach theilen, während die 4 in einer Reihe über den schmalen Segmenten gelegenen Furchungszellen die schon früher (XI tes Stad.) bemerkten rundlichen Zellen vorstellen, welche aus der secundären Abschnürung der Gipfel dieser beiden Segmente von besonderer Form hervorgingen (s. Stad. IX). So macht sich also auf dem XII ten Furchungsstadium bei den Kopffüsslern die ungleichmässige Vermehrung der verschiedenen, beschriebenen Gruppen von Furchungszellen, aus denen sich die Keimscheibe allmälig aufbaut, bemerkbar. Die Grösse dieser Zellen, welche augenscheinlich als Ursache ihrer ungleichmässigen und mehr oder weniger langwierigen Theilung betrachtet werden kann, ist, wie schon bemerkt, eine sehr differente. Auf dem (XII ten) Stadium des ersten Auftretens eines « kreisförmigen Keimes » oder der sog. *Keimscheibe* unterscheide ich 4 Embryonalzellenkategorien Am kleinsten (0,024 Mm.) erscheinen die ältesten von ihnen und namentlich diejenigen, welche aus einer dreifachen Theilung der beiden primären Zellen hervorgingen, die sich bei Beginn der Segmentation von den unteren Segmenten (vergl. Stad. VIII, IX und X) sonderten. Darauf folgen mehrere grössere (0,04 Mm.) Zellen, welche aus den beiden secundären Furchungszellen enstanden, die sich von den oberen, breiten Segmenten abschnürten und schliesslich noch grössere (0,056 Mm.) Zellen, welche aus der Theilung der 4 seitlichen Furchungskugeln ihren Ursprung nahmen. Die übrigen 18 grössten (0,076 Mm.) Furchungszellen sind die verhältnissmässig jungen, eben sich zu vermehren beginnenden Zellen, welche aus der gleichzeitigen Sonderung der Gipfel der 18 Segmente durch das Auftreten der Aequatorialfurche hervorgingen. Wir sehen demnach, dass solch eine Regelmässigkeit in den Grössenverhältnissen der Segmentationszellen hier in directem Zusammenhange mit ihrem ungleichzeitigen Entstehen d. h. mit

der Grösse, die sie im Moment ihres Auftreten's besitzen, steht. Die beiden umfangreicheren Zellgruppen der zwei ersten Kategorien bilden, wie gesagt, den centralen Theil der Keimscheibe, während die Zellen der übrigen Kategorien auch im mittleren Theile der letzteren etwas weiter zur Peripherie hin gelegen sind, begrenzt von den radiär angeordneten Segmenten. Alle besagten Zellen, welche die Keimscheibe bilden, sind in concentrische Reihen sowol in ihrem Centrum (dem basalen Abschnitte) als auch im mittleren, ringförmigen Theile (der *Area opaca* — dem secundären Theile des Keimes) angeordnet. Die Gestalt aller Furchungszellen ist zu dieser Zeit sehr verschieden und unregelmässig. Man trifft unter ihren 3-8 eckige Zellen, welche direct an einander stossen. Eine Kittsubstanz fehlt. Das Protoplasma der kleineren Zellen, welche den centralen Theil der Keimscheibe einnehmen, zeigt schon eine sehr durchsichtige Beschaffenheit, wobei die dunkleren, in ihm umherschwimmenden Körner und die opalisirenden, in die Augen fallenden Kerne sich jetzt noch weit mehr hervorheben. Aus Schnittpraeparaten, welche aus der Keimscheibe während des XII ten Segmentations-Stadiums des Bildungsdotters angefertigt waren, ergiebt sich, dass alle Zellen im Centrum oder um letzteres herum (im ringförmigen Theile) grösstentheils von cylindrischer Gestalt sind, während die Zellen, welche der Peripherie (d. h. den Gipfeln der Segmente) am nächsten gelegen sind mehr flach erscheinen. Da im Mittelpuncte des Keimes nur kleine, zur Peripherie hin aber immer grössere Furchungszellen liegen, so ist es erklärlich, weshalb die dem Volumen nach kleinsten, anfänglich flachen Furchungszellen, sich mehrfach der Länge nach theilend, sich verhältnissmässig schneller in ziemlich hohe cylindrische Zellen verwandeln. Mit einem Worte, die die schnellere Entfaltung des basalen Theiles der Keimscheibe befördernden Umstände sind schon während der ersten Stadien des Theilungsprocesses vorhanden, und bestehen darin, dass im Centrum des Bildungsdotters anfangs eine unbedeutende Anzahl (2 + 2) primärer, sich schnell vervielfältigender Furchungszellen auftritt. Während des folgenden Stadiums (gegen das Ende der 30-ten Stunde der

Entwickelung) bedeckt der Keim der Cephalopoden (z. B. bei *Loligo und Sepiola*) $^1/_8$ der Oberfläche des Nahrungsdotters. Alle den centralen Theil der Keimscheibe einnehmenden Zellen sind zu dieser Zeit an Grösse einander gleich geworden; sie werden noch kleiner und einförmiger sowol in Bezug auf die äussere Form als auf die Grösse. Eine Ausnahme machen die grösseren von ihnen, im ringförmigen Theile gelegenen, die an die Segmente grenzen. Die Zahl (32) derselben bleibt constant und nimmt im Verlauf der nächstfolgenden Bildungsstufen des Blastoderms nicht mehr zu. Hierbei zerfällt die noch nicht vollkommen geschlossene, ringförmige Reihe der gesonderten Segmentgipfel auf einmal in eine grosse Anzahl von grossen Furchungszellen, welche sich um den centralen Theil des Keimes gruppiren. Dieses XIII te Stadium halte ich für das Endstadium des Furchungsprocesses aus dem Grunde, weil 1) hier der ganze Bau der *einschichtigen* Keimscheibe der Cephalopoden schon genügend deutlich markirt ist und 2) weil auf dem nächsten (der Zahl nach dem XIV ten) Stadium sich schon eine Quertheilung einiger Furchungskugeln, bemerkbar macht, was, wie wir weiter unten sehen werden, zur Bildung des Mesoderms führt. Der Durchmesser des einschichtigen Centraltheiles des Bildungsdotters, welcher sich zu dieser Zeit in besagte Gruppen von Furchungszellen differenzirt hat, misst (bei *Loligo vulgaris*) 1 Mm. (bis zur oberen Grenze der Segmente). Hier muss ich nothwendiger Weise bemerken, dass dieses (XIIIte) Stadium des Furchungsprocesses eben dasjenige ist, welches *Kölliker* und *Bobrezky* ganz unbegründet als « das Stadium des Schwindens der Segmente » bezeichneten. Nach meinen Beobachtungen stellt es sich heraus, dass die Segmente bis zum Ende der Bildung des Blastoderms sich weder auflösen noch verschwinden, sondern mit der Ausbreitung des Keimes über die Oberfläche des Nahrungsdotters nur weniger leicht bemerkbar werden als vorher. Im Allgemeinen (abgesehen von diesen Beobachtungen) ist es unmöglich, die Ansicht zu theilen, dass die Segmente zerfielen, denn auf was für eine noch einfachere Art und Weise, als durch die oben beschriebene Theilung der Segmente selbst könnten die Furchungszellen, die allmälig die ganze Oberfläche

des Nahrungsdotters überwuchern, ihren Ursprung nehmen? Hiersei gesagt, dass alle Forscher (*Kölliker, Metschnikow, Ray-Lankester* u. a.), welche sich mit dem Studium der ersten Anlage der Keimscheibe, also auch des Blastoderms des meroblastischen Cephalopodeneies befasst haben, nicht klar genug und zuweilen auch ungenau die Herkunft der Blastodermzellen beschrieben haben, die schliessslich zu einer dünnen, allseitig geschlossenen, den Nahrungsdotter in sich bergenden Blase verwachsen. *Metschnikow*, welcher die Entstehungsweise des Blastoderms bei *Sepiola* etwas eingehender untersucht hat, spricht sich diesbezüglich dahin aus, dass.... « vom Rande des Keimes, welcher $^2/_{11}$ des Dotters bedeckt, und zwar von dem Ort, wo sich vorher die Segmente befanden (die sich zu dieser Zeit schon in den übrigen ähnliche, polygonale Zellen verwandelt haben) infolge einer selbstständigen Vermehrung dieser letzteren (im Verlauf von 10 Tagen) eine vollständige Ueberwucherung des Nahrungsdotters von Seiten des Blastoderms ausgehet. » (*Op cit.*, pag. 18-20). Es muss 1) untersucht werden wie die von *Metschnikow* angedeutete Verwandelung der Segmente eigentlich von Statten geht und 2) wie solch eine verhältnissmässig geringe Anzahl (32-64) Furchungszellen, welche den Rand des Keimes umgürten, sich dermassen schnell vervielfältigen kann, dass sie den *freien* Raum auf der Oberfläche des Nahrungsdotters bedeckt? Wenn dieses alles sich so verhielte, wie Metschnikow es darstellt, so bliebe einem nur übrig anzunehmen, dass solch eine schnelle und verstärkte Proliferation der Furchungszellen, welche das Blastoderm bilden, unter irgendwelchen besonders günstigen Umständen betreffs der Ernährung, somit auch des Wachsthums und der Vermehrung, stattfinde (*). Oder es könnte in diesem Falle auch sein, dass

(*) Als ernährendes Material kann in diesem Falle den Furchungszellen einzig und allein der Nahrungsdotter dienen, welcher zwar, wie ich schon bemerkt habe, von den Zellen verhältnissmässig früh absorbirt zu werden beginnt (worauf die im letzeren umherschwimmenden Fettröpfchen hinweisen), jedoch nur in sehr unbedeutendem Maasse, da selbst am 7ten Entwickelungstage des Keimes d. h. bei voller Ausbildung des Blastoderm's er noch nicht sichbar abgenommen hat.

der Nahrungsdotter selbst auf irgend welche unbekannte Weise neue Bildungselemente in der Art von freien Blastodermkernen, die in Zellen verwandelbar sind, erzeugt, wie dieses vor kurzem *Ray-Lankester* beschrieben hat (*)? Weder das eine noch das andere findet in Wirklichkeit statt, und beiden genannten Forschern ist es entgangen, dass der ganze Vermehrungsprocess der Furchungszellen im Grunde genommen viel einfacher ist, als sie es sich vorgestellt haben. Das plastische Material, aus welchem die Embryonalzellen allmälig hervorgehen, ist zweifellos im Cephalopodenei schon vor seiner Befruchtung enthalten. Dieses ist, wie wir sahen, jene gegen den Nahrungsdotter recht deutlich abgegränzte dünne Schicht des, den ersteren umgebenden, Bildungsdotters. Daher zerfallen alle « Segmente », die sich anfangs (vermittelst der oben erwähnten Furchen) in mehrere Theile theilen, weiter ein jedes (in der Richtung vom oberen zum unteren Pole des Eies) in eine gewisse Anzahl sich nachher selbständig vermehrender Furchungskugeln, deren Vervielfältigung mit der Verminderung ihres Durchmessers und ihrer Dicke Hand und Hand geht. Mit einem Worte, der weiter zu beschreibende Process der Ausbreitung der Blastoderms auf der Oberfläche des Nahrungsdotters geht bei allen Cephalopoden nicht auf irgend welchem Wege der Neubildung von plastischem Materiale vor sich, sondern einfach durch folgerechte Theilung des schon ursprünglich vorhandenen, peripherischen Theiles des Bildungsdotters, oder des Eizellenprotoplasmas (**). Obenan-

---

(*) *Op. cit.*, pag. 38, 39. (« But before the superficial extension of the cap of klastoplasts has commenced, there appear in a deeper stratum of yelk pellucid nuclei, at first arranged a circle around the cap of klastoplasts, as I have figured them, » in *Annals and Magaz. Nat. Hist.* April, 1873).

(**) Während *Bobrezky* auf pag. 9 (*Op. cit.*) behauptet, dass ich « . . . die *membrana vitellina*, von deren Vorhandensein bei *Loligo* man sich leicht überzeugen könne, nicht bemerkt hätte » . . . ., so stellt er selbst diese Membran (auf seinen Abbildungen) im Ganzen nur zweimal dar (und zwar auf Fig. 8, A, B). Daher erlaube ich mir zu fragen, warum genannter Forscher

geführte Meinungsverschiedenheiten der Forscher in's Auge fassend, scheint es mir, dass ich mich nicht unnütz etwas länger bei Beschreibung der *wirklichen* Entstehungsweise der Furchungszellen aufgehalten habe. Da so wenig Daten über die betreffende Frage bis jetzt in der Wissenschaft gesammelt sind, so habe ich auch besonders auf die Erforschung des Furchungsprocesses im Cephalopodenei mein Augenmerk gerichtet (*).

Die vorhergehende, beschriebene Segmentation im Ei der Deca- und Octopoden habe ich bei *Loligo vulgaris* und *sagittata*, bei *Sepia officinalis*, *Sepiola Rondeletii* und *Argonauta argo* verfolgt. Auf dieselbe Art und Weise, wie die Segmentationszellen enstehen, bildet sich auch im Allgemeinen die Keimscheibe oder das Blastoderm und, wie wir weiter sehen werden, auch das Mesoderm, allem Anscheine nach, bei allen Cephalopoden. Der Hauptunterschied, wie ich bemerkt habe, liegt in dem Zeitraum, welchen die aufgezählten Entwickelungsprocesse in Anspruch nehmen. Wenn hierbei die Grösse des Eies eine Rolle spielt, so zeigen die grösste Differenz im Durchmesser des Eies als auch in der Zeitdauer ihner Entwickelung die Eier von

---

sie nicht auch] während der weiteren Entwickelungstufen des Embryos aufgezeichnet hat, wo sie doch verschiedene Vertiefungen und Einbiegungen des oberen Keimblattes bedeckend, z. B. über der nicht geschlossenen Schalendrüse, über der Mundöffnung (Taf. XXXII, Fig. 25) u. s. w, weit deutlicher hervortreten müsste? — Was mich betrifft, so halte ich, wie auch früher, diese « Dotterhaut » (*Bobrezky's*) für hier gar nicht vorhanden, und muss in Gegentheil bemerken, dass besagtem Autor die dünne peripherische Schicht des Bildungsdotters entgangen ist, welche in Gestalt eines Ueberzuges den ganzen Nahrungsdotter umhüllt.

(*) Hier füge ich eine Tabelle hinzu, in welcher alle Eigenthümlichkeiten vom I-XIIIten Segmentationsstadium des Bildungsdotters im Ei der von mir untersuchten Cephalopoden angegeben sind, sowie die Zunahme des Durchmessers (bei *Loligo*) des centralen Theiles der Keimscheibe, die sich mit der Vermehrung der Furchungszellen in der Richtung von oberen Pole zum Aequator des Dotters erweitert. (Siehe die nachstehende Tabelle.)

	N° DER FIG. auf Holzschnitten und Tafeln. (*)	NUMMERN der Stadien.	ZAHL der Segmente.	ZAHL der Furchungszellen.	ZAHL der secundären Zellen.	SUMME aller Furchungszellen.	DURCHMESSER des basalen, scheibenförmigen Theiles des Bildungsdotters.	GRÖSSE der Furchungszellen.	ZEIT des Eintretens der Stadien.
Taf. II.	15	I	2	»	»	»	0,4 Mm.	»	»
	16	II	4	»	»	»	—	»	2 Stunden.
Holzschnitte im russischen Texte.	15	III	6	»	»	»	—	»	$2\frac{1}{2}$
	16	IV	Uebergangsstadium						3
	17	V	8	2	»	2	—	0,056 Mm.	4
	18	VI	Uebergangsstadium						5-6
	19	VII							
							und des centralen Theiles der Keimscheibe.		
	20	VIII	12	4	»	4	0,4 Mm.	0,056-0,096 Mm.	7
	21	IX	18	12	2	14	0,6 Mm.	0,04-0,12 Mm.	11
	22	X	18	14	18	32	0,7 Mm.	—	12
	23	XI	23	34	18	52	—	—	20
	24	XII	32	52	24	76	0,8 Mm.	0,024-0,76 Mm.	25
	25	XIII	—	?104	?48	?152	1 Mm.	0,008-0,08 Mm.	30

(*) Vergleiche die Originalarbeit in russischer Sprache.

Argonauta argo und *Sepia officinalis*, wie dieses aus der beigefügten Tabelle ersichtlich ist (*).

2. *Die Bildung des Blastoderms, des Mesoderms und des inneren Dottersackes.*

Ich fahre nun in der Beschreibung der Entwickelung des Keimes bei den Cephalopoden fort und komme zu einer der wichtigsten, embryologischen Fragen, nämlich zur *Entstehung der Keimblätter.* Ich war bei der Beschreibung desjenigen Endstadiums der Segmentation stehen geblieben, in welchem die äusseren Umrisse des Keimes sich gestalten und die Bildung des Blastoderms und die erste Anlage der Organe des Embryos beginnt. Aus der oben beschriebenen Theilung des Bildungsdotters resultirt das Entstehen der ursprünglich einschichtigen Keimscheibe, welche bald die Form einer kreisförmigen Platte (*Sepia officinalis*), bald die einer umgestülpten, flachen Schale (*Loligo, Sepiola*, etc.) annimmt, sich am oberen Eipole befindet und den Nahrungsdotter auf $^4/_5$ seiner ganzen Oberfläche bedeckt (*Loligo vulgaris*, *Sepiola Rondeletii*). Die einzige Schicht polygonaler Zellen, welche die Keimscheibe bilden, lässt, wie auch *Kölliker* schon bemerkt hat, drei Theile unterscheiden, von denen

DIE GROESSE DER LÆNGENAXE DES EIES.				
ARGONAUTA argo.	OMMASTREPHES Todarus.	SEPIOLA Rondeletii.	LOLIGO vulgaris.	SEPIA officinalis.
1,5-2	2	2	2,5-3	6

Hier sei bemerkt, dass die angeführte Grösse des Eies bei den Cephalopoden für jede Gattung und Art so ziemlich constant ist.

ein jeder (bei der Entwickelung des Embryos) seine besondere Bedeutung hat. Es sind dies folgende Theile : 1) der centrale Kreis der Keimscheibe, 2) der mittlere Abschnitt oder, wie ich ihn früher genannt habe die *Area opaca*, von der Form eines mehr oder weniger schmalen Ringes, und schiesslich 3) der untere noch nicht in Zellen differenzirte, protoplasmatische Theil, welcher sich bis zum unteren Eipol fortsetzt und dort sich schliesst. Der einschichtige centrale, über dem Nahrungsdotter sich etwas emporhebende Abschnitt des Keimes besteht, aus kleinen, polygonalen (4, 5 und 6 eckigen) Zellen, die aus der Theilung der 6 primären und 2 secundären von den schmalen Segmenten abgetrennten Furchungskugeln hervorgegangen sind. Die Breite des auf diese Weise entstandenen centralen Theiles der Keimscheibe ist (während der 30-35 Entwickelungsstunde) nunmehr dem Durchmesser des früheren, scheibenförmigen Abschnittes des Bildungsdotters fast gleich, während die Breite seiner übrigen Theile — des mittleren (*Area opaca*) und der verdickten Gipfel der Segmente (mit Ausnahme ihrer dünnen Abschnitte) zu dieser Zeit noch sehr unbedeutend ist. Im frischen Zustande erscheinen sowol das feinkörnige Plasma und die scharf contourirten Kerne, als auch die feinen Umrisse der polygonalen Zellen, welche das Centrum der Keimscheibe einnehmen (z. B. bei *Loligo*), ganz durchsichtig. Daher hebt sich dieser centrale Kreis auf der Oberfläche des (bei *Sepia, Loligo, Sepiola*) etwas gelblichen Nahrungsdotters sehr deutlich hervor (Taf. XXXII. Fig. 16). Die Zellen dieses centralen Abschnittes sind der Grösse nach (0,016 Mm.) unter einander fast gleich und nur einige von ihnen, welche an der Grenze des ringförmigen Theiles liegen, sind etwas grösser (0,024 Mm). Aus früher flachen haben sich die Furchungszellen jetzt alle in cylindrische verwandelt, wie dieses aus den beigefügten Abbildungen von Schnitten durch die Keimscheibe ersichtlich ist (Taf. XXXII, Fig. 14, 17). Sie theilen sich mehrfach der Länge nach, verändern hierdurch ihre äussere Form, indem ihr Querdurchmesser geringer wird. Zu dieser Zeit der Entwickelung der Keimscheibe erscheint die Oberfläche der sie bildenden

Zellen convex, was vielleicht eine Folge des Druckes ist, den die Zellen in solch einem geschlossenen Raume, wie im Centraltheil des Keimes, auf einander ausüben.

Der nächste, *mittlere* Abschnitt des Keimes besteht ursprünglich, wie gesagt, aus dem schmalen, sich dann aber schnell erweiternden (Taf. XXXII, Fig. 16) ringförmigen Streifen (*Area opaca*), welcher aus grösseren Zellen gebildet wird, die einerseits sich dem centralen Kreise anschliessen, andrerseits aber an den in Segmente getheilten dünnsten Abschnitt des Keimes grenzen.

Die verhältnissmässig dickeren, ungleich grossen, polygonalen Zellen dieses ringförmigen Theiles der Keimscheibe lagern sich anfangs nur in 2-3 concentrische Reihen. Diese Zellen entstehen aus der Vermehrung derjenigen Furchungszellen, welche im X ten Stadium des Segmentationsprocesses sich von den Segmenten vermittelst der Aequatorialfurche getrennt hatten. Das Protoplasma der Zellen des mittleren Keimscheibentheiles erscheint infolge seiner dichteren Consistenz und der Dicke seiner Schicht dunkler. Daher sind in diesen tiefer liegenden Zellen die Kerne (deren nicht selten zwei in einer Zelle vorhanden sind), nicht so deutlich sichtbar wie z. B. im centralen Abschnitte.

Der breiteste, untere Theil des Keimes endlich bleibt vorläufig (während der 25-28 Stunden des Segmentationsprocesses) unverändert und besteht, wie schon früher aus 32 Segmenten, die manchmal paarweise unter einander verbunden sind. Der verdickte Gipfel eines jeden von ihnen giebt gegen das Ende dieses (XIII ten) Stadiums nicht eine grosse Furchungszelle ab, sondern zerfällt auf einmal in 2 bis 6 Zellen. Dadurch wird der Rand der Keimscheibe (d. h. deren Grenze gegen den noch nicht segmentirten Abschnitt des Bildungsdotters) unregelmässig und zackig infolge der vorragenden Ecken der Zellen, welche in der Art von vertikalen Säulen übereinder gelagert sind. Zwischen je zwei paarweise untereinander verschmelzenden Segmenten ist ein heller Zwischenraum sichtbar, der von einer äusserst dünnen Schicht des Bildungsdotters ausgefüllt wird. Mit der verstärkten selbstständigen Vermehrung der Zellen, die sich von den Seg-

mentgipfeln abgetrennt haben, verschwinden diese Zwischenräume allmälig und werden von jüngeren Generationen der Blastodermzellen ausgefüllt. Die dünne, bewegliche Plasmaschicht, welche die freien Zwischenräume zwischen den einzelnen Segmenten ausfüllt, wird hierbei weiter gegen den unteren Eipol fortgeschoben und vereinigt sich hier mit dem übrigen Theile des Bildungsdotters. Aus dieser Beschreibung ist ersichtlich, dass die dickeren Gipfel aller 32 Segmente zu dieser Zeit (während des XIII ten Stadiums) noch mehr aus der von der Theilung noch nicht berührten Masse des Bildungsdotters hervortreten, während ihre Grenzen anfangs mehr oder weniger in einander verschwimmen (Taf. XXXII, Fig. 10). Auch im Verlauf der nächstfolgenden Entwickelungsstufen des Blastoderms verschwinden die Segmente noch nicht. An jedem von ihnen kann man wie auch früher einen verdickten, dunkleren Gipfel mit einem kleinen, in ihm eingeschlossenen Kern und die Fortsetzung in eine dünne Plasmaschicht bemerken, welche den Nahrungsdotter am unteren Pol einschliesst. Dieser untere, dünne Abschnitt der Segmente dient eben, wie schon erwähnt, zur weiteren Bildung des Blastoderms. Aus demselben entstehen hauptsächlich jene Furchungszellen, welche den Nahrungsdotter nach und nach in Form einer dünnen Schicht umhüllen, anfangs nur bis zum Aequator, dann aber bis zum unteren Eipol. Der Entwickelungsvorgang in einem weiteren Zeitabschnitte von 5 bis 6 (von der 30 sten bis 36 sten) Stunden besteht eben in einem schnelleren Wachsthume der beschriebenen drei Theile der Keimscheibe (*z*, Ao, *s*, *s*) gegen den Aequator des Eies hin. Der centrale sowol als der mittlere und untere Abschnitt des Keimes, welche sich durch die angeführten Merkmale von einander unterscheiden, werden zu dieser Zeit noch mehr different (Taf. XXXI, Fig. 5). In diesem Zustande hat *Kölliker*) die Keimscheibe von *Sepia* und *Ray-Lankester* die von *Loligo vulgaris* abgebildet. Wenn ich die Zeichnungen des letzteren mit meinen (vermittelst der *Camera lucida* ausgeführten) Abbildungen (Taf. XXXI, Fig. 5) vergleiche, muss ich zur Ueberzeugung kommen,

dass genannten Forschern wol kaum normale Keimscheiben der Cephalopoden vorgelegen haben. Die von mir angeführten, mehr oder weniger grellen Unterschiede zwischen den drei Abschnitten der letzteren, die sich in der Grösse der Zellen und ihrer gegenseitigen Lagerung äussern, sind auf den Zeichnungen von *Kölliker* und *Ray-Lankester* sehr ungenau wiedergegeben. *Metschnikow* hat den inneren Bau des Keimes von *Sepiola* auch nur sehr kurz beschrieben. Obgleich er übrigens auch nicht über die Unterschiede der Abschnitte der Keimscheibe (d. h. meiner Auffassung nach nur von deren centralem Theile) spricht, so beschreibt er doch recht correct die beiden, sie zusammensetzenden Zellformen und weist ferner auf den Ort (« den dunklen Ring ») hin, wo die Mesodermzellen (oder seiner Ausdrucksweise zufolge die Zellen des unteren Parenchymblattes) entstehen. Die Entstehungsweise dieses Keimblattes, welche auch zuerst von *Metschnikow* (*Op. cit.*, pag. 19) beschrieben worden ist, erweist sich als richtig und wie wir sehen werden, für alle von mir untersuchten Octo- und Decapoden gültig. Vor Kurzem hat *Ray-Lankester* in Betreff dieser interessanten Frage eine andere, meiner Meinung nach jedoch gänzlich unrichtige Ansicht ausgesprochen. Er stellt die Sache so dar, als entständen die Zellen des Mesoderms (« Autoplasts ») unabhängig von den Blastodermzellen (« Klastoplasts »). Seiner Beschreibung nach müssen sie aus den tieferen Schichten des Nahrungsdotters hervorgehen, indem sie als freie Kerne (*Op. cit.*, pag. 39) enstehen, die an seine Oberfläche emporschwimmen. Da letzterer Forscher den Bau des Cephalopodeneies unrichtig auffasst, indem er dasselbe aus einer homogenen Masse mit in letzterer eingestreuten Kernen (vielleicht ein Ueberbleibsel der Zellen der zerfallenen Granulosa) bestehen lässt, so ist es von seinem Standpuncte aus schon möglich, solch einen im Grunde genommen unrichtigen Schluss in Betreff des Enstehens der Mesodermzellen zu ziehen.

Nach Abschluss der oben beschriebenen Veränderungen in dem einschichtigen Keime der Cephalopoden, der sich regelrecht

am oberen Pole des Dotters placirt (*) und zu dieser Zeit $^1/_5$ der ganzen Oberfläche einnimmt, erscheinen nun während der 36 ten Stunde (bei *Loligo vulgaris* und *Sepiola Rondeletii*) die rundlichen Zellen des mittleren Keimblattes (**). Die Bildung des letzteren geht so vor sich, dass die Furchungszellen, welche den mittleren Abschnitt des Keimes bilden, sich zu theilen beginnen und zwar nicht nur (wie früher) der Länge, sondern

---

(*) Weder habe ich selbst in meinen früheren Mittheilungen (*Loc. cit.*, pag. 345) noch hat *Bobrezky* (*Op. cit.*, pag. 11) den Zeitpunct des Entstehens der Mesodermzellen genau definirt. Bei nochmaligen Untersuchungen habe ich mich jetzt überzeugt, dass sie während des zweiten Tages (zwischen der 35-40 Stunde) und nicht am dritten, wie dieses früher angegeben war, entstehen.

(**) Als ich im Frühjahr 1874 in der St-Petersburger Naturforschergesellschaft meine *Beobachtungen über die Entwickelung der Cephalopoden* (s. die « Protokolle » vom 21 März 1874) mittheilte, habe ich erklärt, dass die von *Metschnikow* gelieferte Beschreibung der Bildungsweise des Mesoderms (des « Parenchymblattes ») mit dem thatsächlichen Befunde meiner Beobachtungen übereinstimme. Die im Jahre 1877 erschienene Arbeit von *Bobrezky* (*Op. cit.*), enthält eine Erklärung anderer Art. Dass bei den Cephalopoden ein Theil des Blastoderms durch Theilung eine zweite Schicht hervorbringt, welche den Ursprung des Mesoderms abgiebt, darüber kann nunmehr kein Zweifel bestehen, da auch *Bobrezky* auf pag. 11, Fig. 8 *d*, Taf. I) auf die *einer Quertheilung* unterliegenden Randzellen des Ectoderms als auf den Ausgangspunct der Bildung der Mesodermzellen hinweist. Weiter sagt er (pag. 11), dass « . . . . eine Menge Zellen des 2ten Keimblattes, ausser durch Vermehrung der schon vorhandenen Zellen, noch während eines nicht unbedeutenden Zeitraums aus der Theilung der Randzellen hervorgeht. » Dem zufolge haben wir in Betreff der Bildung des Mesoderms bei den Cephalopoden nunmehr einen anderen Befund : Die Quertheilung des Ectoderms besteht zweifelsohne, aber ungewiss ist, ob sie sich auf die Randzellen, welche rings um den centralen Theil der Keimscheibe gelegen sind, beschränkt oder ob sich eine jede der Ectodermzellen der Quere nach in zwei theilt und dadurch die Bildung des mittleren Keimblattes hervorruft? Wenn man die Frage in der ersten Richtung beantworten will, so muss man ein *Umbiegen* des oberen Keimblattes nach unten bei Entstehen des Mesoderms annehmen (*Bobrezky*, pag. 11); für den zweiten Fall muss die Thatsache festgestellt werden (wie dieses z. B. für

auch der Quere nach (Taf. XXXII, Fig. 14 und 17). Der Kern einer jeden Zelle dehnt sich hierbei in der Richtung von oben nach unten aus (Taf. XXXII, Fig. 15), während sich das Protoplasma in einen dunkleren Tropfen auszieht und sich dann mit dem neuen Kerne von der Mutterzelle ablöst (Taf XXXII, Fig. 9).

Die Quertheilung der Zellen beginnt an der Grenze des peripherischen Theiles (d. h. der Segmente) und pflanzt sich alsdann allmälig auch auf den centralen Theil des Keimes fort. Eine jede der Zellen, die sich auf diese Weise gebildet haben, hat die Form eines rundlichen Klümpchens, welches sich später ausdehnt und den Raum unter der mütterlichen Blastodermzelle einnimmt, die, wie gesagt (zumal im centralen Theile) eine cylindrische Gestalt besitzt (Taf. XXXII, Fig. 17 β.). Dass die Mesodermzellen nur aus der Quertheilung der Zellen des oberen Keimblattes hervorgehen, das beweisen die vielen von mir angefertigten Schnittpraeparate aus der Keimscheibe von *Sepia officinalis*, *Loligo vulgaris* und *Sepiola Rondeletii*. Auf der beigefügten, nach einem der Schnitte gezeichneten Abbildung (Taf. XXXII, Fig. 14) sehen wir Z. B. eine Schicht von cylindrischen Zellen, welche den basalen Abschnitt des Keimes (*z*) bilden, während an den Rändern des letzteren im mittleren, dickeren, ringförmigen Theile

---

Campanularia-Eucope, durch *A. Kowalewsky* « *Beobachtungen über die Entw. der Coelenteraten*, pag. 2, Taf. I, Fig. 2 geschehen ist.), dass an der Bildung des Mesoderms hier das ganze Blastoderm oder anders das *primäre* Ectoderm theilnimmt, und zwar, indem es sich in zwei Schichten spaltet: die obere, das Ectoderm und die untere, das Mesoderm. Alle von mir gesammelten hierhergehörigen Thatsachen beweisen, dass wir es bei den Cephalopoden mit der letzteren Bildungsweise des mittleren Keimblattes zu thun haben. Im Zusammenhange mit der zuerst von *Metschnikow* und von mir festgestellten Thatsache, dass sich bei den Cephalopoden das Centralnervensystem aus dem *mittleren* Keimblatt entwickelt (*Zoolog. embryol. Untersuchung.*, pag. 365, 378 u. 372) beweist der letztere Befund die directe Verwandschaft (diese bestätigt noch die 1872 von mir aufgefundene « Schalendrüse ») der Cephalopoden mit den übrigen Mollusken und weist überhaupt auf den deutlich ausgesprochenen einheitlichen Typus dieser Thiere hin.

(*Area opaca*) zwei Schichten flacherer Zellen (*ms*) bemerkbar sind, welche durch Querspaltung der (jederseits drei) Blastodermzellen entstehen (*). Gleich auf diesen verdickten Theil (Ao) der Keimscheibe folgen grössere Segmentationszellen (*sk*), welche dem peripherischen Abschnitte der ersteren angehören, der aus einer Schicht von unregelmässig getheilten Gipfeln der 32 Segmente besteht.

Indem ich (schon nach Veröffentlichung meiner vorläufigen Mittheilungen) sowol an frischen Objecten als an Schnitten die eben beschriebene Art der Entstehung der Mesodermzellen bei den Cephalopoden genauer untersucht habe, kann ich mit Gewissheit behaupten, dass alles oben Genannte sich eben auf diese einfache Weise vollzieht. In dem der Keimscheibe von innen anliegenden, fettartigen Nahrungsdotter (Taf. XXXII, Fig. 14 N*d*) habe ich keine besonderen Kerne vorgefunden, welche an der Bildung des Mesoderms und somit auch des Embryos selbst eventuell theilnehmen könnten (*Ray-Lankester*). Der Anfang der Quertheilung der Zellen im mittleren Theile des Cephalopodenkeimes ist gleichsam ein Umstand, welcher die übrigen Abschnitte der Keimscheibe zu energischerer Ueberwucherung der Oberfläche des Nahrungsdotters anregt. Betrachten wir dasjenige Stadium, während dessen die Mesodermzellen zuerst auftreten, so finden wir nunmehr keinen so grossen Unterschied in der Grösse der Zellen des oberen Keimblattes, wie wir dieses auf allen vorher gehenden Stadien gesehen haben. Mit einem Worte, beim ersten Erscheinen der Mesodermzellen wird der Theilungsprocess allgemeiner, erstreckt sich auf alle Zellen auch der übrigen Abschnitte der Keimscheibe und verläuft fast gleich rasch in der Quer -und Längs-Richtung. Drei oder stellenweise vier auf einander folgende Reihen der grösseren Blastodermzellen, welche den mittleren Abschnitt des Keimes bilden, fahren nach erfolgter Querspaltung fort sich der Länge nach zu theilen. Aus solch einer Vermehrung derselben in zwei

(*) Vergl. meine *Zoolog. embryolog. Untersuchung.*, pag. 369 u. f.

Richtungen resultirt eine Erweiterung der Breite des mittleren Abschnittes, welcher sich in der Richtung zum Aequator des Eies ausbreitet (Taf. XXXII, Fig. 16 A*o*). Mit dieser Zunahme der Anzahl von Blasto-und Mesodermzellen verdickt sich der mittlere Theil des Keimes und erhält das Ansehen eines dunkleren Ringes infolge eben der Aufeinanderlagerung von 2-3 Schichten Mesodermzellen.

Der Ring selbst umgürtet den einschichtigen und daher durchsichtigen, centralen Abschnitt der Keimscheibe (Taf. XXXI, Fig. 5). Die übrigen 6 Tage der ersten Entwickelungsperiode werden von der Vermehrung der Zellen des peripherischen Theiles der Keimscheibe allein vollkommen in Anspruch genommen d. h. mit anderen Worten : das obere und mittlere Keimblatt breitet sich über die Oberfläche des Nahrungsdotters aus. Wir verliessen das XIV. Stadium in dem Momente, als in der mittleren, ringförmigen Zone eine kleine Gruppe von Zellen des zweiten Keimblattes auftauchte, welch' letzteres bei den Cephalopoden dem Mesoderm entspricht. 10 Stunden später (d. h. am Ende des 2 ten Tages der Entwickelung) besteht das mittlere Keimblatt schon aus mehreren Reihen von (anfangs nur in einer Ebene angeordneten) Zellen und breitet sich unter dem ganzen ringförmigen Abschnitte des Keimes aus. Die Quertheilung der Ectodermzellen erstreckt sich zu dieser Zeit auch schon über einen gewissen Theil des centralen Abschnittes der Keimscheibe, infolge dessen der letztere enger wird. (Taf. XXXI, Fig. 5). Mit einem Worte, der Ausgangspunct für die Bildung der Zellen des Mesoderms, welches sich ursprünglich nur in der mittleren Keimscheibenzone befindet, rückt jetzt näher zum Centrum und erstreckt sich andrerseits auch auf den peripherischen Theil. Dieser letztere umwächst nun mehr und mehr den Nahrungsdotter (in der Richtung zum Aequator des Eies) (Taf. XXXII, Fig. 19 und 20). Alle angeführten Eigenthümlichkeiten der Bildung des Blastoderms und des Mesoderms unter ihm lassen sich bei den Cephalopoden verhältnissmässig leicht beobachten 1) an dem sich entwickelnden Ei im unveränderten Zustande, 2) bei Bearbeitung des Keimes auf oben angegebene Weise und

Isolation vom Dotter und 3) bei Untersuchung verschiedener Schnitte, die aus der erhärteten Keimscheibe angefertigt sind. Mit Ausnahme der Gatttung *Argonauta* sind im ersten Falle infolge der Durchsichtigkeit des als Nahrung dienenden Theiles des meroblastischen Eies die dünne Schicht des über ihm gelagerten Blastoderms und sogar alle auch unbedeutenden Verdickungen des letzteren schon bei der Untersuchung des frischen Objectes wahrnehmbar. Zur Controle dient die Beobachtung der auf angegebene Weise isolirten Keimscheibe. Diese beiden Methoden werden durch Untersuchungen an Schnittpraeparaten ergänzt. Wir fahren in der Beschreibung des Keimes fort und sehen, dass die Quertheilung der Zellen des primären Ectoderms auf der ganzen Strecke seiner drei, nach Aussehen und Lage differenten oben angegebenen Abschnitte nicht auf einmal stattfindet. Im Verlaufe der weiteren Entwickelung, nämlich (bei *Loligo*, *Sepiola*) am dritten Tage, fahren die Zellen des mittleren Keimblattes fort sich auch im centralen Theile des Keimes zu bilden, jedoch nicht überall gleichmässig, sondern in einzelnen Gruppen. Daher besitzt sowol der obere, dem centralen Abschnitte, als auch der untere, der peripherischen Zone der Keimscheibe (d. h. den Segmenten) zugekehrte Rand des Mesoderms unregelmässige, zackige Umrisse. Gegen das Ende des dritten Tages der Entwickelung bemerken wir, dass die obere Zellgränze des mittleren Blattes dem oberen Eipol näher gerückt ist. (Taf. XXXII, Fig. 16). Die neuen, eben entstandenen Zellreihen dieses schnell wachsenden Keimblattes haben jetzt den grössten Theil des centralen, stellenweise noch einschichtigen Abschnittes des Keimes eingenommen, wobei sein Durchmesser merkbar kleiner geworden ist. (Taf. XXXII, Fig. 16). Dagegen haben sich in der oberen ringförmigen Zone des peripherischen Theiles zu dieser Zeit die Mesodermzellen noch nicht ausgebreitet, so dass jene Zone wie vorher nur aus der Blastodermschicht der grossen, durch gleichzeitigen Zerfall der 32 Segmentgipfel (auf einem der beschriebenen Stadien) entstandenen Zellen zusammengesetzt ist. An demselben Tage, vielleicht auch schon etwas früher, erscheinen die spindelförmigen Zellen des inneren Dottersackes, welcher

von *Kölliker* (*Op. cit.*, pag. 61, 87 u. 167) und vor Kurzem von Bobrezky (*Op. cit.*, pag. 12) beschrieben worden ist. Obgleich ich schon längst von dem Vorhandensein solcher Zellen wusste, habe ich anfangs ihre Function nicht erkannt und, was die Hauptsache ist, ihr Verhalten zur unteren Schicht der Zellen, welche bei allen Cephalopoden die Wand des äusseren Dottersackes bilden, übersehen.

Es schien mir, dass diese Schicht einfach aus denselben Zellen des Mesoderms bestehe und eine unmittelbare Fortsetzung des letzteren sei. Daher habe ich in meinen vorläufigen Mittheilungen (pag. LXVI des russichen und pag. 364 des deutschen Textes) die Existenz eines « inneren Dottersackes », als einer besonderen, nicht aus einfachen Mesodermzellen bestehenden Schicht, in Abrede gestellt. Auch beim Erscheinen der *Ray-Lankester*'schen Arbeit (*Op. cit.*), in welcher die Ausbreitung der äussern Dotterschicht (« yolk epithelium ») recht genau dargestellt ist, blieb ich, ohne die betreffenden Praeparate zu studiren, nichts destoweniger bei meinem Irrthum über die Natur dieser Zellen. Da *Ray-Lankester* die Herkunft der Zellen des Mesoderms unrichtig so beschreibt, als gingen sie aus den Elementen des Nahrungdotters hervor, so habe ich auch den vollkommen richtigen Hinweis auf die Bedeutung der Spindelzellen, die dem Dotter aufliegen, nicht beachtet. Nur erst viel später, nachdem die Arbeiten von *Bobrezky* erschienen waren, habe ich meine Praeparate durchgesehen und neue Schnitte angefertigt, und dann mich von meinem Irrthum überzeugt und die Genauigkeit der Beobachtungen sowol dieser beiden Forscher als auch der Angaben *Köllikers* erkannt. Ich kehre nun zur Beschreibung des inneren Dottersackes zurück und muss bemerken, dass *Bobrezky*, wie es scheint, sich in Betreff der Zeit des Enstehens dieser Zellen geirrt hat. Meiner Meinung nach entstehen sie früher als er es voraussetzt. Oben habe ich gesagt, dass die Mesodermzellen nicht, wie man glaubte, am dritten, sondern am zweiten Tage, ungefähr in der 36 ten Stunde der Entwickelung des Keimes erscheinen. Aus diesem Grunde leite ich auch die Bildung des inneren Dottersackes von einem

früheren Stadium ab. An einem, hier (Taf. XXXII, Fig. 15) abgebildeten Schnitte aus der zweitägigen Keimscheibe von *Sepia* kann man schon zwei Zellen *ds* bemerken, welche später wahrscheinlich zu den verlängerten Zellen des Dottersackes gehören. Ferner sehen wir bei *Loligo* solche Zellen auf Schnitten durch den dreitägigen (Taf. XXXII, Fig. 22) und in grösserer Menge beim viertägigen Keime, sowie auf späteren Entwickelungsstufen (Taf. XXXII, Fig. 25 und 26.). Die Art und Weise des Entstehens dieser Zellen ist mir sowol als *Bobrezky* (*Op. cit.*, pag. 11) nicht ganz klar. Natürlich bleibt als passendste Erklärung diejenige, dass diese Gebilde aus der Quertheilung der unteren Zellenschicht des Mesoderms selbst hervorgehen. Nachdem sie auf diese Weise entstanden sind, vervielfältigen sie sich weiter ganz selbstständig, worauf die zwei Kerne hinweisen, die man in einer und derselben Zelle antrifft (*ds* Fig. 15, Taf. XXXII). Die Zellen des inneren Dottersackes erscheinen, von oben gesehen, polygonal, auf Schnitten flach, spindelförmig. Nach Bildung des äusseren Dottersackes (am 11-12 ten Tage der Entwickelung) schliessen sie sich durch Contraction der protoplasmatischen Verbindungsstränge den Blastodermzellen der oberen Schicht eng an (Fig. 23, Taf. XXXII), und verursachen hierdurch, wie schon Metschnikow bemerkt hat, die rhythmische Contraction des äusseren Dottersackes. Oben war bemerkt, dass mit der Vermehrung der Mesodermzellen, welche sich zuerst in der ringförmigen Zone (*Area opaca*) des Keimes anhäufen, der basale Abschnitt des letzteren (der centrale Kreis) im Durchmesser abzunehmen beginnt. Dieses resultirt aus der Vervielfältigung der Zellen des mittleren Keimblattes, welche sich nicht nur abwärts zum Aequator des Eies hin, sondern auch aufwärts unter dem eben genanten Abschnitte ausbreiten (was man bei Vergleichung der Fig. 5 und 16, bei *Loligo* deutlich sehen kann). Solch eine Maskirung des centralen Keimscheibentheiles (Fig. 14, Taf. XXXII) geschieht nicht nur durch selbständige Vermehrung der Mesodermzellen, sondern auch durch Quertheilung der Zellen des oberen Blattes (wie dieses auf Fig. 17, Taf. XXXII, deutlich zu sehen ist). Die Sache ist die, dass man schon während früher Stadien der Entwicke-

lung am Keime bemerken kann, dass 1) die Bildung nicht örtlich, auf den Rand der Keimscheibe beschränkt ist, sondern 2) manchmal unabhängig von diesem bald an dieser, bald an jener Ectodermzelle des centralen Theiles vor sich geht. Im Besonderen ist dieses z. B. an drei Schnitten, die auf Fig. 11 und 12, Taf. XXXII und Fig. 17 β, Taf. XXXII abgebildet sind, zu bemerken. Alle diese Thatsachen sprechen zu Gunsten der Meinung, dass bei den Cephalopoden die Anlage des Mesoderms nicht durch Umbiegung des Ectoderms ensteht, welche nach *Bobrezky* am Rande der Keimscheibe stattfinden soll, sondern nur durch einfache, nicht gleichzeitige Quertheilung der Zellen des primären Ectoderms. Die weitere Entwickelung des Keimes (im Verlaufe der letzten 4-5 Tage der Isten Periode) geht von statten 1) auf Kosten der Vermehrung der Zellen des Blastoderms, welches in der Richtung zum unteren Pol des Eies (*) sich ausbreitet, und 2) auf Kosten der Spindelzellen der inneren Dotterhaut, welche (am Ende der Isten Periode) die ganze Oberfläche des Nahrungsdotters überwächst. Zur selben Zeit ordnet sich das Mesoderm nur an der oberen Hälfte des Eies an, wobei es den Aequator nicht überschreitet (**).

(*) Vergl. Taf. XXXI, Fig. 5; Taf. XXXII, Fig. 16 (bei *Loligo*); Taf. XXXII Fig. 16, 19, 20 (bei *Argonauta*). Auf diesen Abbildungen ist die allmälige Ausbreitung des Blastoderms und Mesoderms auf der Dotteroberfläche genau dargestellt.

(**) Dieser Erscheinung widersprechen die Angaben von *Metschnikow*, welcher (*Op. cit.*, pag. 20) sagt, dass .... » beide Keimblätter, welche gleich dick sind, sich auch weiter gleichzeitig über die ganze Oberfläche des Nahrungsdotters ausbreiten. » Aber erstens widerspricht sich genannter Autor, indem er erklärt, dass .... « in der ersten Zeit der Differenzirung der Keimblätter die Dicke derselben sich gleich bleibt » .... Weiter : « diese Ungleichmässigkeit im Wachsthum (?) lässt sich durch die verschiedene Dicke des Keimes erklären, » u. a. m. Zweitens, meinen Beobachtungen sowol als auch denen von *Bobrezky* zufolge, breitet sich das Mesoderm *niemals* über denjenigen Theil des Keimes hinaus, welcher sich gerade auf dem Aequator des Eies befindet, und welchen ich « Fusszone » genannt habe. Ich meine jenen ringförmigen Streifen β, in dem nachher alle

Der Durchmesser des einschichtigen, centralen Abschnittes (des centralen Kreises der Keimscheibe) nimmt jetzt merklich ab, während die mittlere 1-3 schichtige Zone immer breiter wird, sowol in der Richtung zum Centrum als zu dem auch einschichtigen Randtheile des Keimes. Indem sich dieser letztgenannte Abschnitt seinerseits vergrössert, nimmt er (am Ende der 1 sten Periode) den Raum gerade auf dem Aequator ein. Um den Charakter der oben beschriebenen Schichten des Cephalopodenkeimes näher zu definiren, müssen wir dieselben, ihr Entstehen und ihre weitere Theilnahme an den organogenetischen Processen beim Embryo ins Auge fassen, und sie für gleichbedeutend mit denjenigen Keimblättern, welche wir bei allen übrigen Metazoen antreffen, anerkennen. Hierbei stellt der obere, einschichtige Deckel des Keimes sowie die obere Schicht des äusseren Dottersackes das Ectoderm vor, welches sich durch vielfache, in der Richtung vom oberem zum unterem Eipol fortschreitende Theilung der Zellen bildet. Besagtes Keimblatt, das während der ganzen ersten Entwickelungsperiode überall einschichtig bleibt, wird erst in der nächsten Periode stellenweise mehrschichtig (Fig. 24, ect. Taf. XXXII) und bildet

---

4-5 Paar Füsse des Cephalopoden entstehen. Gesagtes wird von den Abbildungen 48-50 (Taf. V der rüssischen Texte) und den Zeichungen von *Bobrezky* (*Op. cit.*, Taf. I, Fig. 10-11), bestätigt. Als Ergänzung zur Angabe, dass die Dicke der Keimscheibe dem Wachsthum der letzteren gemäss sich verändert, gebe ich hier folgende Tabelle :

DIE DICKE DER KEIMSCHEIBE BEI LOLIGO VULGARIS.			
Die Tage der Entwickelung.	Der obere Pol.	Area opaca.	Der untere Pol.
3	0,02	0,05	—
5	0,02	0,06	—
10	0,03	0,07	0,01 Mm.

manchmal an seiner Oberfläche Hügel (Fig. 25. Taf. XXXII). Diese Erhöhungen enstehen, wie aus der Abbildung ersichtlich, auf dem Wege der Quertheilung der Ectodermzellen selbst. Am Ende der ersten Entwickelungsperiode bedeckt sich fast das ganze Ectoderm an seiner Oberfläche mit Flimmerhaaren, vermittelst welcher der Embryo innerhalb des Chorions im Verlaufe der weiteren Entwickelung sich dreht (*).

Die Ectodermzellen haben anfangs an verschiedenen Stellen des Keimes verschiedene Gestalt und Grösse. Nur gegen das Ende der 1 sten und am Anfange den II ten Periode gleichen sich diese Unterschiede der Zellen aus und alle Zellen verwandeln sich in niedrige Epithelzellen. Am 9-10 ten Tage der Entwickelung unterscheiden sich an einer Stelle der Keimscheibe die Ectodermzellen von allen übrigen. Dies ist am oberen Pol des Eies bemerkbar, innerhalb des centralen Kreises des Keimes. Hier sind die Zellen des Ectoderms höher und erinnern überhaupt an ein cylindrisches Epithel (s. Bobrezky, *Op cit.*, Fig. 12. *ect.*). Zu dieser Zeit, verändert sich die äussere Form des centralen Keimscheibentheiles und geht aus einer runden allmälig in eine rhomboidale über, wobei die grössere Diagonale dieser Figur mit der Längsaxe des werdenden Embryos zusammenfällt (s. Köl-liker, *Op. cit.*,) (**). Hier sei bemerkt, dass der immer noch ein-

---

(*) Bei den Embryonen von *Argonauta* und *Sepia* findet dieses Rotiren nicht statt.

(**) Ganz am Anfange der 2ten Entwickelungsperiode bildet sich an dieser Stelle, wie ich früher gezeigt (*Zoolog.- embryolog. Untersuchungen*, pag. 325 und 372), und wie nachher andere Forscher bestätigt haben, die Schalendrüse (*shell-gland*), in der sich die innere Muschel (Os *Sepiae*) der Cephalopoden entwickelt (Taf. III, Fig. 32 und Taf. V, Fig. 33, chg.) Ich habe (bei *Sepia, Sepiola, Loligo* u. a.) die Anlage und weitere Entwickelung dieses der Entstehung nach ersten Organes der Cephalopoden im Anfange des Jahres 1872 genau studirt. Dieser Entdeckung begegnete man mit Misstrauen, so dass Hoyer, über meine Mittheilung in der St. Petersburger Naturforschergesellschaft (1874, III, 21) referirend (*Schvalbe's Berichte für Anat. und Physiolog.*, Bd. III, p. 412) es für nöthig hielt, von sich aus an

schichtige centrale Abschnitt, welcher nun eine rhomboidale Gestalt angenommen hat, zuerst auf der Rückseite des zukünftigen Embryos auftritt. Hierbei erstreckt sich nur ein kleiner

---

einer Stelle ein Fragezeichen zu stellen, indem er augenscheinlich daran zweifelte, dass die innere Schale der Cephalopoden auf die von mir beschriebene Weise enstehen könnte. Indessen war diese Thatsache in der Litteratur keine neue, und auf meinen Theil kommt nur die genauere Beschreibung derselben, während die Entdeckung selbst schon 1867 von *Metschnikow* (*Op. cit.*, pag, 38, 39) gemacht worden ist. Obgleich dieser Forscher nur die eine hintere Wand der Schalendrüse bemerkt hatte, so hat er nichts destoweniger das Factum festgestellt, dass die Schale sich (bei *Sepiola*) durch eine Ausscheidung der Zellen, inmitten der in der Mantelanlage liegenden Grube bildet. Da die Entdeckung dieses Organes bei den Cephalopoden (nach den Untersuchungen von *Ray-Lankester*, *Fol*, *Bobrezky* u. a.) sich bei Definirung des ganzen Typus der Mollusken als sehr wichtig erweist, und da man vermittelst dieses Befundes die Phylogenie der Klasse der Cephalopoden genauer zu bestimmen versucht hat (s. Bobrezky, *Op. cit.*, pag. 60 und 61), so ist es natürlich, dass sie die Aufmerksamkeit der Gelehrten auf sich gelenkt. Einige ausländische Forscher, wie z. B. *Ray-Lankester* und *Fol* (*Archiv. de Zoologie expérim.*, 1875, welche die ganze Litteratur dieser Frage nicht kannten, haben noch vor Kurzem sogar einen sehr lebhaften, aber wie der Leser jetzt sieht, ganz überflüssigen Streit über das Recht der Priorität dieser Entdeckung mit einander geführt. Ein späterer Forscher, *Bobrezky*, irrt sich auch, indem er mir allein (pag. 15, *Op. cit.*) die Entdeckung des obengenannten Organes zuschreibt. Hier will ich besagtem Autor darüber Aufklärung geben, warum ich die « Schalendrüse » mit « Primitiv- Rinne » bezeichnet habe und in wiefern letztere Benennung zur Bezeichnung der ersten Entwickelungsmerkmale dieses Organes passend ist. Betrachten wir z. B. den centralen Theil des Keimes (etwa von *Loligo*, am 10ten Tage der Entwickelung) von oben (d. i. bei auffallendem Lichte) so ist das erste, was uns in die Augen fällt, ein kurzer, in seinem unteren Theile etwas erweiterter, heller Streifen, der sich am oberen Pol des Eies befindet und im Durchschnitt sich als nichts anderes erweist (s. Bobrezky, *Op. cit.*, Taf. II, Fig. 13) als eine Furche oder Rinne und zwar eine *primitive*, da sie als erstes, vor allen anderen Organen auf der Oberfläche der Keimscheibe erscheint. In Betreff der Vortheile der Bezeichnung desselben Organes mit « Röhre, » wie ich dieses auf pag. 351 ge-

Theil der sog. ovalen Falte (s. *Zoolog-embryolog. Untersuchung.*, pag. 352-353), welche die Mantelanlage des Thieres vorstellt, auf die Bauchfläche desselben. Eine, zwei oder theilweise auch drei Reihen von Zellen, welche unter dem Ectoderm liegen, stellen, wie gesagt, das mittlere Keimblatt vor.

Die Enstehungsweise des letzteren ist uns bekannt, und daher bleibt hier nur über seine Ausbreitung unter dem oberen Keimblatt noch etwas zu sagen übrig. Das Mesoderm wächst in zwei Richtungen: *a*) zum centralen Abschnitt des Keimes und *b*) zum Aequator des Eies hin. Im ersten Falle breitet es sich langsamer aus, als im zweiten, und nur am Ende der II ten Entwickelungsperiode erscheinen die dasselbe bildenden Zellen unter der unteren Wand der Schalendrüse des Embryos. Die Ausbreitung des mittleren Keimblattes über der oberen Hälfte des Nahrungsdotters, sowie die Ueberwucherung des letzteren durch das Blastoderm nehmen die übrige Zeit (4-5 Tage) der Isten Periode der Entwickelung der Cephalopoden in Anspruch (*). Ueberhaupt

---

than habe (*Op. cit.* « Die Ränder der Falte fangen gegen das Ende dieser Periode an zusammen zuwachsen und die rhomboidale Rinne verwandelt sich in eine flache, im mittleren Theile etwas breitere Röhre) » so bin ich damit einverstanden, dass der Begriff « Sack » hier wol manchmal (z. B. bei der breiten Muschel von *Sepia*) mehr am Platze ist, aber sehe dennoch keine besondere Unbequemlichkeit, dieses Organ eine *Schalenröhre* zu nennen, zumal es bei den Gattungen *Loligo, Ommastrephes* u. a. bei ihrer schmalen, manchmal recht langen Muschel auf späteren Entwickelungstufen im Querschnitte immer dem Lumen einer Röhre ähnlich ist, wie dieses auch der geehrte Autor selbst (z. B. auf Fig. 47, 60, 87 u. a. *Op. cit.*) darstellt. Von dem durchaus richtigen Principe ausgehend, dass die Benennung eines Organes im Allgemeinen dessen Function bezeichnen soll, halte ich es mit anderen Forschern für begründeter, den « Schalensack » nicht mit Röhre oder Sack, sondern mit Schalendrüse zu bezeichnen, wie dieses *Ray-Lankester* und *Bobrezky* auf seinen Abbildungen (*chg*) gethan. (*Op.cit.*)

(*) Mit Ausnahme von *Sepia officinalis,* bei welcher die vollständige Schliessung des Blastoderm's am unteren Pol des Eies erst während der IIten Periode statt findet.

bedeckt der Keim (*) gegen das Ende des 9ten Tages die ganze Oberfläche des Nahrungsdotters, wobei, wie gesagt, sich an den Zellen des oberen Keimblattes Flimmerhaare bilden, vermittelst welcher das Rotiren des Embryos bewerkstelligt wird, das erst mit dem Verlassen des Eies wieder aufhört. Das mittlere Keimblatt breitet sich nur auf der oberen Hälfte des Eies, bis zum Aequator (d. h. in der Region des zukünftigen Embryos) aus, wo am 4ten Tage jene verlängerten Zellen entstehen, die während der 2ten Hälfte der 1sten Periode die ganze Dotteroberfläche überwachsen. Indem sich diese Zellen von den Mesodermzellen abtrennen, bilden sie eine besondere untere Schicht, welche in der oberen Hälfte des Eies den « inneren Dottersack », in der unteren Hälfte die innere Wand des äusseren den Nahrungsdotter des Embryos in sich einschliessenden Dottersackes vorstellt. Am Ende der 1sten Periode der Entwickelung der Cephalopoden besteht der Keim also vom animalen zum nutritiven Pole und von der äusseren Oberfläche des Eies nach innen gerechnet aus folgenden Theilen : erstens, aus dem eigentlichen Keime E, welcher sich vom oberen Pol bis zum Aequator des Eies erstreckt, und zweitens aus dem äusseren Dottersack Ds, welcher den unteren Abschnitt des Eies (den nutritiven Pol) umgiebt und sich hier vollkommen schliesst. Der Keim selbst besteht aus drei Abschnitten : 1) aus dem centralen Abschnitt *z*, der sich theilweise (am 10-11 Tage der Entwickelung) in die

(*) Die verhältnissmässige Schnelle der Ausbreitung des Blastoderms über die Oberfläche des Nahrungsdotters giebt folgende Tabelle an :

GATTUNG U. ART.	LOLIGO VULGARIS.					
TAGE DER ENTWICK.	2	3	4-5	6-7	8	9-10
Welchen Theil des Nahrungsdotters das Blastoderm bedeckt. . . .	1/8	3/8	4/8	5/8	7/8	8/8

hintere Wand der Schalendrüse verwandelt; 2) aus der etwas dickeren, mittleren Zone (*Area opaca*) A*o*, in deren Bezirke während der IIten Entwickelungsperiode sich die meisten Organe des Embryos anlegen und 3) aus dem Ringe B, auf dessen Oberfläche (am 12 ten Tage der Entwickelung) die 4 oder 5 Paar Füsse des Embryos in Form von Höckern auftreten.

Aus der Untersuchung von Schnittpraeparaten eines solchen Keimes ergiebt sich folgendes : 1) dass der centrale Abschnitt *z* aus zwei Schichten besteht, *a*) einer Schicht cylindrischer Ectodermzellen (ohne Flimmerhaare) und *b*) einer Schicht flacher, spindelförmiger Zellen des inneren Dottersackes, welcher unmittelbar dem Nahrungsdotter aufliegt; 2) dass der mittlere Theil des Keimes (A*o*) oberflächlich auch von einer Schicht flacher Zellen des oberen Keimblattes (mit Flimmerhaaren) bedeckt ist und weiter in der Tiefe aus 1-3 übereinander gelagerten Schichten von Mesodermzellen besteht. Dieser dickere Theil der Keimscheibe ist eben der wichtigere, aus welchem sich in der Folge sowol der Rumpf als der Kopf nebst den in beiden enthaltenen Organen entwickeln. Dieser Abschnitt des Keimes ist eben so wie die übrigen vom Dotter durch die dünne Schicht der spindelförmigen Zellen des inneren Dottersackes getrennt. Der äusserste Theil (β) des Keimes besteht zu dieser Zeit vorläufig (an Schnitten) nur aus zwei Schichten : *a*) den grossen Zellen des oberen Keimblattes und *b*) der unvollkommenen Schicht von zerstreuten, wandernden Zellen des Dottersackes. Allein schon bald erscheinen auch in diesem Theile zwischen besagten zwei Schichten die Mesodermzellen, welche sich in 10 einzelne Häufchen gruppiren und die Fusshöcker (die Rudimente der Füsse) bilden. Was den äusseren Dottersack betrifft, so besteht er in seiner ganzen Ausdehnung, wie auch später, nur aus 2 Schichten : aus sehr breiten, aber flachen Ectodermzellen und aus gleichgestalteten, aber etwas modificirten Zellen des primären Mesoderms, welche die Fortsetzung der Spindelzellenschicht des inneren Dottersackes vorstellen und somit in einer Schicht den ganzen Nahrungsdotter umgeben. In dieser Form erscheint der rotirende Cephalopodenkeim am Ende

der 1sten Entwickelungsperiode. Die Beschreibung der weiteren Entwickelung desselben muss ich bis auf Weiteres verchieben, will aber nochmals alles in Bezug auf die erste Entwickelung der von mir untersuchten Thiere Gesagte kurz zusammenfassen.

Das meroblastische, befruchtete Cephalopodenei besteht 1) aus einer geringen Quantität Bildungsdotter, welcher aus dem Primordialei und seinem Kerne hervorgeht; 2) aus einer bedeutenden Menge Nahrungsdotter; 3) aus einer durchsichtigen, flüssigen Eiweissmasse; 4) aus dem Chorion mit dessen Mikropyle uud 5) aus der dicken, mehrschichtigen Eierkapsel, welche die äussere Hülle des Eies bildet.

Die Theilung des Bildungsdotters beginnt mit der Spaltung des Kernes (des Keimbläschens). Der Segmentationsprocess geht bald in den Eierstöcken (bei *Argonauta*), also im Körper des Mutterthieres, bald (wie bei den übrigen von mir untersuchten Gattungen) in dem gelegten Ei vor sich. Bei allen Cephalopoden findet eine partielle und discoidale Furchung statt. Die Theilung des Bildungsdotters beginnt im dickeren, oberen Theile, welcher am animalen Pol des Eies gelegen ist, pflanzt sich in der Richtung zum Aequator auf den peripherischen Theil, welcher *die ganze Oberfläche des Nahrungsdotters umhüllt,* fort und erreicht ihr Ende am unteren Pole. Der Nahrungsdotter verhält sich passiv zum Segmentationsprocess, welcher ausschliesslich im Bildungsdotter vor sich geht, nämlich in der Nähe des Kernes der betreffenden Furchungszelle oder des betreffenden Segmentes beginnt und mit der Spaltung des Kernes zugleich zum Abschluss kommt. Die Segmentationsfurchen, welche an der Oberfläche des Bildungsdotters auftreten, dringen alsdann tiefer in das Protoplasma ein und zerlegen dasselbe in die oben beschriebenen Theile. Die *primäre Furche*, welche den Bildungsdotter in zwei Segmente theilt, wird (im rechten Winkel) von der *secundären Furche* gekreuzt. Hieraus resultiren vier *Segmente* mit vier Kernen (Kernkörperchen sind nicht zu bemerken). Die weiteren Theilungsstadien des Bildungsdotters nehmen einen unregelmässigen Verlauf. Aus vier bilden sich *sechs,* und dann acht Segmente. In

der Zwischenzeit ihres Auftretens entstehen zwei *primäre Segmentationszellen*, die aus der Abtrennung der Gipfel der *schmalen* Segmente hervorgehen. Von beiden gegenüberliegenden, breiten Segmenten entspringen noch zwei *secundäre* Furchungszellen. Im Verlaufe der nächsten Stadien bemerkt man 1) eine Vermehrung der Furchungskugeln *a*) durch selbstständige Theilung, *b*) durch wiederholte Abschnürung der Segmentgipfel, 2) eine Vermehrung der Segmente durch Längstheilung. Auf diese Weise kommen (nach Verlauf von 11 Stunden) 18 Segmente und 14 Furchungszellen zu Stande. Weiter theilt sich auf einmal vermittelst der *Aequatorialfurche* von jedem Segmente je eine Zelle ab, so dass auf diesem Stadium (12 Stunden) die Zahl der Segmentationszellen 32 beträgt. Endlich wächst auf einer der nächstfolgenden Stadien (dem XIIIten, 30ste Stunde der Entwickelung) die Zahl der Segmente, welche die *Keimscheibe* in radiärer Anordnung umgeben, auf 32 an, während sich die Furchungszellen bis auf 150 vermehren. Als Endresultat der besagten Furchung des Bildungsdotters erscheint die *einschichtige Keimscheibe*, an welcher wir drei Abschnitte unterscheiden: 1) den centralen, durch Vermehrung der 14 Furchungszellen (s. Stad. IX) entstandenen Theil, und 2) den ringförmigen, anfangs nur schmalen Theil (die *ringförmige Zone*), welche die durch die Aequatorialfurche entstandenen Furchungszellen bilden. Auf diesen Theil der Keimscheibe folgt 3) der untere, peripherische Abschnitt des Bildungsdotters, welcher den Nahrungsdotter umhüllt und am unteren Pol geschlossen ist. Dieser Abschnitt baut sich aus zwei Bestandtheilen auf: *a*) aus den sich bald theilenden Segmentgipfeln, die in eine Reihe von Zellen zerfallen und *b*) aus der noch nicht getheilten dünnen Plasmaschicht, welche die freie Oberfläche des Nahrungsdotters bedeckt.

Der Bildungsdotter, welcher in Form einer körnigen, dünnen Membran erscheint, stellt das auf der Oberfläche des Nahrungsdotters ausgebreitete Protoplasma des Primordialeies vor, welches eben als einziges Bildungsmaterial bei Entwickelung des

Keimes und Embryos der Cephalopoden zu betrachten ist. Die Segmente *verschwinden nicht*, solange, bis sie sich in die zellige, einschichtige Hülle verwandeln, welche als Fortsetzung der Keimscheibe und somit auch des Blastoderms, des primären sich am unteren Pol des Eies (am Ende der 1sten Entwickelungsperiode) schliessenden Ectoderms, fungirt. Am Ende des *zweiten* Tages der Entwickelung erscheinen die Zellen des 2ten Keimblattes oder des *Mesoderms*. Zu dieser Zeit eben beginnen in der ringförmigen Zone des Keimes die Zellen des *primären Ectoderms* sich der Quere nach zu theilen. Unabhängig von dem bezeichneten Orte bilden sich auf eben dieselbe Weise auch im centralen Theile der Keimscheibe Mesodermzellen. Somit geht bei den Cephalopoden *das primäre Mesoderm aus der Quertheilung der Zellen des Blasto- oder Ectoderms* hervor. Sich weiter schon selbstständig vermehrend, bilden die Mesodermzellen im ferneren Verlaufe der Entwickelung des Embryos zwei Schichten : *a*) die dickere des *eigentlichen Mesoderms* und *b*) die äusserst dünne *Schicht der Zellen des inneren und äusseren Dottersackes*. Das Ende der 1sten Periode verläuft unter dem Umwachsen der Oberfläche des Nahrungsdotters von Seiten der angegeben Theile des Keimes (in verschiedenem Grade), woraus als Resultat der *rotirende Keim* der Cephalopoden erscheint. Fasse ich alle Erscheinungen, welche während der 1sten Periode der Entwickelung dieser Thiere stattfinden, zusammen, so erhalte ich folgendes Bild der hervorragendsten Momente, welche das Entstehen des Keimes der Cephalopoden characterisiren : 1) Das Primordialei, später *der Bildungsdotter* mit seinen Kerne, dem *Keimbläschen*, 2) das meroblastische, befruchtete Ei, 3) der partielle Furchungsprocess, 4) die einschichtige Keimscheibe (*Discomorula*) 5) das Enstehen des Mesoderms (*Spaltung des Blastoderms*) 6) die Ausbreitung des Ecto -und Mesoderms auf der Oberfläche des Nahrungsdotters, 7) die endliche Ausbildung des Blastoderms (Umschliessung des nutritiven Eipoles durch Zellen) 8) der aus zwei Keimblättern bestehende Keim : aus dem *Ectoderm* und *Mesoderm*, und aus dem *inneren* und äusseren *Dottersack*, 9) das Auftreten von

Flimmerhaaren an einzelnen Stellen des Ectoderms (der rotirende Keim, *Blastosphaera*) und endlich 10) das Erscheinen der *Schalendrüse* auf der Rückseite des Embryos.

Der letztere Umstand weist unter anderem darauf hin, dass *alle Cephalopoden sich zu entwickeln beginnen* nicht vom hinteren Ende ihres Körpers (*Koelliker* u. a.), sondern *von der Rückseite,* auf welcher vor allen anderen Organen die Schalendrüse (*Shell-gland*) erscheint, welche die innere Muschel (*Os Sepiae*), die sich bei allen Decapoden findet, ausscheidet. Aus diesem Grunde, eben weil ich die letztere wichtige Eigenthümlichkeit der Entwickelung, welche von ähnlichen Erscheinungen, wie das Entstehen des centralen Nervensystems der Vertebraten begleitet wird, ins Auge fasste, habe ich jene Furche anfangs mit *Pseudo-Primitivrinne* bezeichnet.

Die weitere, mehr überzeugende Beweisführung für die eben ausgesprochene Ansicht wird der Leser in der zweiten Hälfte meiner Arbeit über die Entwickelung der Cephalopoden finden.

ERKLÄRUNG DER TAFELN.

Ao = *Area opaca*, der dunkle Furchhof, der Ort, wo die Zellen des oberen Keimblattes sich der Quere nach theilen;
α, α = die erste } Hauptfurche, durch welche der Bildungsdotter
β, β = die zweite } in die 4 ersten Segmente zerlegt wird;
Bd = Bildungsdotter;
ch = Chorion;
ds = der innere einschichtige aus spindelförmigen Zellen bestehende Dottersack;
ds' = der äussere zweischichtige Dottersack;
dfp = Darmfaserplatte des mittleren Keimblattes;
ect = ectoderma, das äussere Keimblatt;
eg = Eingang in die Mikropyle (Trichter);
eiw = Eiweiss zwischen dem Chorion und dem Bildungsdotter;

e = Epithel der *Membrana granulosa* des Graafschen Follikels;
fl = der helle Kreis (runder Fleck Koelliker's);
gf = Graafscher Follikel;
ff = Falten der *Membrana granulosa;*
hms = Hautmuskelschicht des mittleren Keimblattes;
k = Keimbläschen, Kern der Eizelle;
kk = Kernkörperchen einer Eizelle;
m = Mikropyle;
m' = Stelle, wo die Mikropyle sich bildet;
mg = *Membrana granulosa* des Graafschen Follikel;
mg' = äussere Schicht der *Membrana granulosa* (bei der Species *Sepia*);
ms = mesoderma, das mittlere Keimblatt;
mt = Die Verdickung des mittleren Keimblattes, welche später den Mantel bildet;
Nd = Nahrungsdotter;
o, o = eine primäre Eizelle (Ovulum);
p = der kreisförmige, verdickte Abschnitt des Bildungsdotters;
p' = der peripherische, verdünnte Rand desselben, welcher dem unteren Abschnitt des Eies fest anliegt;
r = das Rohr der Mikropyle;
rb = Richtungsbläschen;
rf = ovale Falte, welche die äussere Wand der Schalendrüse bildet;
Sd = der centrale Theil der Keimscheibe, aus welchem sich die Schalendrüse bildet;
st = der Stiel des Chorion;
s, s = die Segmente des Bildungsdotters;
tf = *theca folliculi*, die Faserhülle des Graafschen Follikels;
x = Kopf } eines Samenfadens von *Argonauta Argo;*
y = Schwanz }
z = der centrale (einschichtige) Abschnitt der Keimhaut.

Tafel XXXI.

Fig. 1. Längsschnitt eines kleinen Theils des Eierstocks von *Loligo vulgaris.* Vgr. $^1/_{280}$. Die Graafschen Follikel in verschiedenen Stadien der Entwickelung, angefangen vom ersten Auftreten der primären Eizellen, welche sich kaum von den Epithelzellen der *Membrana granulosa* unterscheiden, bis zum Erscheinen der Falten der *Membrana granulosa* in völlig reifen Follikeln.

Fig. 2. Der untere Theil eines Längsschnitts eines Embryos von *Sepia officinalis* aus der 2. Hälfte der zweiten Entwickelungsperiode. Vgr. $^1/_{280}$.
kd = Keimdrüsen;

mg = Magen;
chg = Zellen des Ektoderms, welche die hintere Wand der Schalendrüse bilden;
vs = Venen-Sinus;
Nd = unterer Theil des inneren Dottersacks;

Fig. 4. Längsschnitt durch den Keim der Geschlechtsdrüse desselben Embryos von *Sepia officinalis*. Vgr. $^1/_{480}$.
z = spindelförmige Zellen der äusseren Schicht;
k = Zellen des Mesoderms mit grossen Kernen, aus welchen das Parenchym der Geschlechtsdrüse sich bildet.

Fig. 5. Die Keimscheibe von *Loligo vulgaris* (64 Stunden nach dem Beginn der Segmentation). Vgr. $^1/_{80}$. Es sind die 3 Abschnitte zu erkennen) 1) der *centrale* einschichtige Theil 2) der *dunkle Fruchthof* (Area opaca) aus mehreren Zellenschichten bestehend — aus einer Schicht Ektoderm und 2—3 Schichten des Mesoderms und 3) die ringförmige, einschichtige Zone aus grossen polygonalen Zellen, welche durch den Zerfall der oberen Abschnitte der Segmente entstanden sind.

Fig. 6. Stadium mit 2 Segmenten. Vgr. $^1/_{80}$.

Fig. 7. Stadium mit 4 Segmenten. Vgr. $^1/_{80}$.

Fig. 8. Stadium mit 18 Segmenten und 14 Furchungskugeln. Vgr. $^1/_{80}$. Der peripherische Theil des Protoplasmas des Bildungsdotters ist auf dem Objectträger ausgebreitet und deshalb an einigen Stellen gefaltet und zerrissen.

N.B. Diese Zeichnung ist nach einem Präparat angefertigt, welcher mit 2 % Lösung von Kali bichrom. behandelt und mit Carmin gefärbt wurde, nachdem der Nahrungsdotter gänzlich entfernt worden war.

Fig. 9. Querschnitt durch die Embryonal-Anlage (Keimscheibe) von *Loligo vulgaris* (36 Stund.) Vgr. $^1/_{280}$.
z = eine Zelle;
s = eine Randzelle (eines sog. Segments).

Tafel XXXII.

Fig. 10. Stadium mit der ersten ringförmigen oder aequatorialen Furche. 18 Segmente und (12 + 16) 28 Furchungskugeln. Anfang der Bildung des centralen Theils der Keimscheibe. Vgr. $^1/_{80}$.

Fig. 11. Ein kleiner Theil eines Längsschnitts der Keimscheibe von *Sepia officinalis* (42 St.). Vgr. $^1/_{420}$.

Wenn man von der Randzelle die einzelnen Zellen des oberen Keimblatts (*ect*) zählt, so sind hier dargestellt die Zellen 15—22. In der 16, 19, und 20. Zelle sind je 2 Kerne wahrnehmbar, was jedenfalls auf die bevorstehende Quertheilung hinweist. Es findet diese in einer ziemlichen Entfernung vom dunkeln Fruchthof (*Ao*) statt, von dem — wie man bisher vermuthet einzigen Orte, an welchem sich die Zellen des Mesoderms zeigen.

Fig. 12. Ein kleiner Theil eines Längsschnitts einer andern Embryonal-Anlage von *Sepia officinalis* (37—38 St.). Vgr. $^1/_{420}$. Es sind hier die Zellen 10—16 des centralen Theils dargestellt. Wenn man von irgend einem Segment an einer Seite der Embryonal-Anlage bis zu dem gegenüber liegenden Segmente etwa 30—35 Zellen im oberen Keimblatt zählt, so befinden sich die dargestellten Zellen im Gipfel der gewölbten Keimscheibe, folglich also in einer beträchtlichen Entfernung von dem gewöhnlichen Orte des Auftretens der Mesoderm-Zellen. Ueberdies sehen wir hier, dass eine (etwa die 13. oder 14.) Zelle des Ectoderms (*ect*) — offenbar durch Quertheilung eine Zelle des zweiten Keimblatts, des Mesoderms hat entstehen lassen.

Fig. 13. Der stark vergrösserte Längsschnitt der noch nicht geschlossenen Schalendrüse (*Sd*) bei einem 14-tägigen Embryo von *Sepiola Rondeletii*. Vgr. $^1/_{280}$.

Fig. 14. Ein Längsschnitt der Keimscheibe von *Loligo vulgaris* in Moment, wo sich die ersten Zellen des zweiten Keimblatts (*ms*) zeigen. Vgr. $^1/_{320}$.

sk = die Zellen, welche sich aus dem oberen Abschnitte der Segmente gebildet haben;

z — das Centrum der Embryonal-Anlage (Keimscheibe).

Fig. 15. Theil eines Längsschnitts der Embryonal-Anlage von *Sepia officinalis* — 50 St. Vgr. $^1/_{420}$.

s = die äusserte, einem Segment anliegende Zelle; die Gesammtheit dieser Zellen lehnt sich an den geschichteten Theil, welcher ringförmig den centralen einschichtigen Theil der Embryonal-Anlage umgiebt.

z = eine Zelle des Ectoderms in Begriff sich zu theilen, um eine Mesodermzelle zu bilden;

ds = die Zelle des inneren Dottersacks, welche sehr energische Bewegungserscheinungen zeigen (es sind die *Klastoplasten* v. Ray-Lankaster, die Wanderzellen des parenchymatösen Blattes von Metschnikow). Die Pseudopodien der Zellen dringen mitunter sehr tief in den Nahrungsdotter ein.

Fig. 16. Der obere Theil des Eies mit der Embryonal-Anlage (Keimscheide) von *Loligo vulgaris* $^1/_2$ Stunde. Die Keimscheibe bedeckt den vierten Theil des ganzen Nahrungsdotters. Vgr. $^1/_{220}$. Auf der linken Seite ist die Verdickung der Embryonal-Anlage im optischen Querschnitt dargestellt.

Fig. 17. Längsschnitt durch die Keimscheibe von *Loligo vulgaris* 36 St. Vgr. $^1/_{280}$. Der Schnitt hat das ganze einschichtige Centrum und auch die *Area opaca* getroffen; hier zeigen sich die Zellen des Mesoderms (*ms*); einige Zellen β haben sich vollständig abgelöst, *z* = Randzelle (Segment).

Fig. 18. *A*. Der obere Pol eines Eies von *Argonauta Argo*. Vgr. $^1/_{160}$.

Fig. 18. *B*. Das erste Stadium der Furchung im optischen Längsschnitt.

Fig. 19. Ein Ei von *Argonauta Argo*. Die Embryonal-Anlage bedeckt den vierten Theil des Nahrungsdotters. Vgr. $^1/_{32}$.

Fig. 20. Ei von *Argonauta Argo*. Die Keimscheibe bedeckt den dritten Theil des Nahrungsdotters. Vgr. $^1/_{180}$.

Fig. 21. Längsschnitt durch den centralen Kreis der Embryonal-Anlage von *Loligo Vulgaris* am 3. Tage der Entwickelung. Vgr. $^1/_{280}$. In der *Area opaca* sind hie und da 3 Schichten von Zellen bemerkbar, die Zellen *ds* gehören dem innern Dottersack an.

Fig. 22. Aus dem äusseren zweischichtigen Dottersack von *Sepiola Rondeletii*. Zwischen den Zellen des Ectoderms (*etc*) und denen des Mesoderms (*ms*) sind äusserst feine protoplasmatische Fäden ausgespannt, welche durch ihre rhythmische Verkürzung eine Bewegung des ganzen äusseren Dottersacks bedingen.

Fig. 23. Aus dem Längsschnitt des Randtheils der Embryonal-Anlage von *Sepiola Rondeletii*. Vgr. $^1/_{330}$.

z,z = zwei in Quertheilung begriffene Zellen.

Der dunkle Theil ist dem Nahrungsdotters zugekehrt.

Fig. 24. Längsschnitt eines 12-tägigen Embryos von *Loligo vulgaris*. Vgr. $^1/_{100}$. Der Schnitt hat den mittleren Theil der Schalendrüse (*chg*) getroffen:

md = Mundöffnung;

dr = Anfang der Speicheldrüse oder richtiger ihres Ausführungsganges;

mt = Rudiment des Mantels.

Fig. 25. Aus dem Längsschnitt eines 12-tägigen Embryos von *Loligo vulgaris*. Der Schnitt ist durch die am Magenpole des Eies befindliche Verdickung des Mesoderms geführt worden. Vgr. $^1/_{320}$.

Fig. 26. Längsschnitt durch die Verdickung des Mantels von *Loligo vulgaris*. Vgr. $^1/_{380}$. Die Zellen des Mesoderms ordnen sich in 2 Lagen oder Schichten *hms* = Hautmuskelschicht und afp Darmfaserschicht.

z = eine in der Quertheilung begriffene Zelle des Ectoderms, aus welcher die an der Oberfläche der Haut vortretenden Höcker sich bilden. Alle Zellen des Ectoderms sind dicht mit Wimperhaaren bedeckt.

LITTERATUR.

(1) *Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden.* 1844. Zürich.

(2) *Die Entwickelungsgeschichte von Sepiola,* 1867. St. Petersburg (russisch).

(3) *Sur les œufs de la Seiche.* (Nouv. Annal. du Museum, I, pag. 153.)

(4) *Note sur le développement de l'embryon chez les Mollusques céphalopodes.* (Annal. de sc. nat. Zoolog. VIII, pag. 107.)

(5) *Descritione e Anatomia degli animali del regno di Napoli,* vol. I, pag. 83.

(6) *Recherches sur l'embryogénie des Sepioles.* (Mém. de l'Académie de Bruxelles, vol. XIV.)

(7) Kölliker, *Op. cit.*, pag. 120 und Metschnikow, *Op. cit.*, pag. 9-13.)

(8) S. *die Sitzungsberichte der Zoolog. Section,* 127, Februar und 21. März, in Bd. V der Arbeiten, pag. LVI u. f. 1874 (russisch).

(9) *Zoologisch-embryologische Untersuchungen :* « Die Kopffüssler, » pag. 329-327, S. auch in : *Annals and Magaz. hist. nat.*, vol. XV, 1875, N° 88, 89.

(10) *Götting. Nachricht.* 1873, N° 4, pag. 107, u. in : *Zeitschr. für wiss. Zoologie.* 24 ter Bd, 1874, pag. 419.

(11) *Annals and Magaz. nat. hist.*, 1873, N° 62, pag. 81 und *Quarterly Journal of microscop. sc.* 1875, pag. 37.

(12) *Archives de zoologie expérim.*, etc., 1874, vol. III, N° 3.

(13) *Nachrichten der Gesellsch. für Liebhaber der Naturwiss.* Bd. 24, Lief. I, pag. 5, 1877 (russisch).

(14) *Arbeiten der St. Petersb. Naturforschergesellschaft.* Bd. VII, 1876, pag. LXXVIII u. f. (russisch).

(17) St. Delle Chiaje, in sein : *Memoria sulla storia,* etc. 2 da edit., vol. I, pag. 36. Tab. III, fig. 15 ; Tab. XII, fig. 18; Tab. XV, fig. 15; und auch in sein : *Anatomia degli animali invertebrati,* etc. 1841. Vol I, p. 84.

(18) Quoy et Gaimard, *Observations sur les œufs des Mollusques* (Ann. de sc. nat., XX. 1830. Pl. 14. B. p. 472.)

(19) G. Cuvier, *Sur les œufs de la Seiche.* (Nouv. Ann. de Museum d'histoire naturelle Vol. I, 1832, p. 153. Pl. 8.)

(20) M. Dugès, *Note sur le développement de l'embryon chez les Mollusques céphalopodes.* Ann. de sc. nat., 1837. Vol. VIII, pag. 108-109); und auch : *Froriep's* Not. Bd. IV, 1837, pag. 69.

(21) J. F. Brandt, *Medic. Zoologie.* Vol. II, s 300. Taf. 32, fig. 27.

(22) R. Owen, *Memoirs on the pearly Nautilus,* pag. 42. Pl. VIII. Fig. 9. C; und auch in : *Todd's Cyclopedia of Anat. and. Physiolog.,* Vol. I, pag. 556.

(23) A. Krohn, *Ueber das wasserführende System d. Cephalopoden.* (Müll. Arch., 1839, S. 323).

(24) H. Müller, *Ueber d. Männchen von Argonauta Argo.* (Müll. Arch., Bd. III, S. 1405.

(25) El. Metschnikow, *Embryolog. Entwick. von Sepiola,* 1867; sowie in Arch. d. sc. phys. et nat. (Bibl. univ.), Tom, XXX, ebenso die Referate über die Arbeit von Metschnikow: *Keferstein's Berichte üb. d. Fortschritte in der Generationslehre im Jahre 1867.* (Z. für Kl. Medicin. 32 Bd. S 233 und *Troschel's Berichte über d. Leistungen in der Naturgeschichte der Mollusken.* (Archiv für Naturgesch., 34 Bd. 1868, S. 130).

(26) M. Ussow, *Zoologisch-embryologische Untersuchungen.* (Arch. für Naturgesch. Bd. 40, 1874). S. ebenso die vorläufigen Mittheilungen meiner Arbeiten : *Arbeiten der St Petersb. Naturforschergesellschaft,* Vol. V, 1874, pag. LVI und. Vol. VII, 1876, pag. LXXVIII.

(27) H. Grenacher, *Zur Entwickelungsgesch. d. Cephalopoden.* (Z. für wiss. Zoologie, 24 Bd. 1874.)

SUR

L'APPAREIL EXCRÉTEUR

DES

TURBELLARIÉS RHABDOCŒLES ET DENDROCŒLES;

PAR M. P. FRANCOTTE.

Planche XXXIII.

Occupé depuis plus de deux ans de l'étude de l'organisation des Planaires d'eau douce (Triclades de Lang) et des Rhabdocœles, je me propose de publier prochainement une étude monographique de quelques-unes des nombreuses formes dont se constituent ces deux ordres de Platodes.

Je me suis appliqué tout particulièrement dans mes recherches à déchiffrer la constitution de l'appareil excréteur de ces vers.

Il règne encore des doutes sur l'existence même de ces canaux ; c'est ainsi que Hallez, dans sa thèse intitulée : *Contribution à l'histoire naturelle des Turbellariés,* conteste formellement l'exactitude des observations des auteurs les plus éminents, tels que Dugès, Max Schultze, Moseley, Os. Schmidt et Kennel, qui ont décrit, chez les Dendrocœles d'eau douce des canaux aquifères, semblables à ceux des Trématodes et des Cestodes.

Hallez n'a pu trouver non plus ces canaux chez les espèces du

genre *Monocœlis* qu'il a eu l'occasion d'étudier ; et il se fonde sur l'absence de ces organes pour séparer ces animaux des Rhabdocœles et les rattacher aux Planaires.

Max Schultze, dans son remarquable travail : *Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien*, a figuré en partie les canaux excréteurs du *Monocœlis unipunctata* (pl. II, fig. 8). A la partie postérieure du *Monocœlis agilis*, il figure également des canaux qui ne sont autre chose que des traces du même appareil chez cette espèce. Voici d'ailleurs ce qu'il en dit à la page 36 du même mémoire : « Wassergefässe sind als zwei seitliche vielfach verästelte Stämme vorhanden. Doch konnten dieselben nur an den durchsichtigeren Stellen des Körpers, Mündungen derselben nach aussen aber gar nicht erkannt werden (fig. 1 und 8) ». La présence ou l'absence de ces canaux ayant une grande importance, Hallez dit avoir apporté dans leur recherche une attention particulière. Il a employé des réactifs variés sans rien trouver de l'appareil excréteur ; il affirme enfin de la façon la plus catégorique que ces organes manquent complètement chez les Monocœlis. Pour Hallez, les figures de Max Schultze laisseraient à désirer ; ce dernier n'aurait été conduit à admettre l'existence des canaux aquifères que par analogie, parce que ces organes existent chez les Rhabdocœles vrais, et ce que Schultze a pris pour des vaisseaux pourrait bien, dit Hallez, n'être autre chose que des traînées plus transparentes, résultant d'une déchirure ou de toute autre cause.

Une autre preuve apportée par le même auteur en faveur de la non-existence de l'appareil excréteur dans le genre qui nous occupe, serait que ni O. Schmidt pour le *Monocœlis ophiocephala*, ni Graaf pour le *Monocœlis protractilis*, ni Uljanin pour le *Monocœlis caudatus* et le *M. truncatus* ne signalent de vaisseaux aquifères.

Il y avait à raison même de cette divergence complète entre les recherches de Schultze et celles de Hallez sur le genre *Monocœlis*, un intérêt particulier à reprendre l'étude de ces animaux. Il y a un an, à Ostende, j'ai pu retrouver le *Monocœlis agilis* qui a été signalé sur nos côtes par P.-J. Van Beneden. Tout en mettant

beaucoup de soin et beaucoup de temps à cette recherche, je n'avais pas trouvé la moindre trace de ces vaisseaux. Pendant les mois d'août et de septembre de cette année j'ai fait un séjour au laboratoire de Concarneau où, grâce à l'obligeance de M. le professeur Robin, j'ai reçu le plus bienveillant accueil. J'y ai trouvé, entre autres Rhabdocœles, deux espèces de *Monocœlis :* l'une est identique au *Monocœlis fusca* d'Oersted, l'autre est nouvelle; je propose de la désigner sous le nom de *Monocœlis latus*. Voici les principaux caractères de cette espèce que l'on trouve dans la baie de Concarneau (fig. 1).

Longueur 1 1/2 millimètre. Largeur 1/4 millimètre. — Légèrement atténué en avant. — Élargi et aplati en arrière; blanc et transparent sans aucune trace de pigment; deux ouvertures génitales ; l'ouverture femelle entre la bouche et l'ouverture mâle. Pénis conique chitineux dirigé en arrière. Les ovaires sont placés au-dessus du pharynx des deux côtés du corps. Les capsules testiculaires au nombre de douze à quatorze tendent à se mettre en rangées transversales de trois ou quatre. Les deux vitellogènes formant une glande acineuse réfringente s'étendent en deux bandes latérales d'aspect grisâtre. Bulbe relativement très long et très large, placé dans le commencement de la moitié postérieure du corps. Ganglions nerveux très nets, larges, d'où partent six troncs nerveux : deux dirigés en avant, deux postérieurement et deux dirigés obliquement en dehors et en avant. Le tube digestif s'étendant dans presque toute la longueur du corps depuis l'otolithe jusqu'au delà de l'ouverture génitale mâle. Otolithe situé immédiatement au-dessus du ganglion nerveux; il est surmonté d'une tache oculiforme d'un brun foncé présentant en avant deux ou trois lobes.

C'est avec le *Monocœlis lineata* que cette espèce a le plus de rapport; elle en diffère par la grandeur et la forme générale du corps très élargie en arrière, fait qui n'a encore été signalé chez aucun *Monocœlis*. Chez l'espèce de Schultze, on trouve à l'extrémité postérieure du corps des vésicules qu'il regarde comme des *receptaculum seminis*, ce qui ne se voit jamais chez notre espèce. Il existe chez celle-ci une véritable vésicule séminale, située im-

médiatement au-dessus du pénis; les deux spermiductes viennent y déboucher.

A mon retour de Concarneau, je me suis rendu à Ostende; j'ai confirmé pour l'espèce qu'on y trouve, les résultats constatés sur les côtes de Bretagne.

Non-seulement j'ai pu confirmer, en ce qui concerne les *Monocœlis*, les données de Schultze quant à l'existence d'un appareil aquifère, mais j'ai pu déchiffrer en grande partie la constitution de l'appareil, comme on le verra plus loin. Néanmoins je n'ai pu trouver jusqu'ici, pour aucune des espèces du genre *Monocœlis*, les communications de l'appareil avec l'extérieur. Mais l'un des résultats principaux de mes études, c'est la découverte d'entonnoirs terminaux fort semblables à ceux des Trématodes et des Cestodes, non-seulement chez les diverses espèces de *Monocœlis*, mais également chez d'autres Rhabdocœles, tels que les *Vortex*, *Mesostomum*, *Prostomum*, etc.

L'existence de l'appareil excréteur composé de canaux et de canalicules terminés par des entonnoirs est hors de doute également chez les Planaires d'eau douce. Je décrirai plus loin les résultats de mes recherches chez le *Polycœlis* où je les ai plus spécialement étudiés.

On sait que Bütschli, dans *Zool. Anzeiger*, n° 42, nov. 1879, annonça la découverte, chez la *Cercaria armata*, de petits entonnoirs s'ouvrant dans des fentes lacunaires; il les considéra comme les points d'origine de l'appareil excréteur. Pour lui ces organes devaient aussi se trouver chez l'individu adulte.

Schneider avait vu antérieurement chez le *Mesostomum Ehrenbergii* des organes infundibuliformes se rattachant à l'appareil excréteur et dans lesquels se trouvait inséré un long fouet vibratile.

Fraipont, dans plusieurs communications à l'Académie de Belgique et dans deux travaux publiés dans les *Archives de Biologie*, étudie chez un grand nombre d'espèces de Trématodes et de Cestodes l'appareil excréteur et les extrémités renflées en entonnoir, contenant une flamme vibratile. D'après ses recherches, ces derniers seraient en communication par un orifice latéral

avec des espaces lacunaires qu'il considère comme représentant virtuellement la cavité générale du corps.

Pintner confirme les observations de Fraipont quant aux origines des canaux excréteurs chez un certain nombre de Cestodes ; mais pour lui, les entonnoirs terminaux n'aboutiraient pas dans des lacunes; ils seraient complètement clos. Enfin j'ai décrit chez un *Derostomum* des massues terminales placées à l'extrémité des fins canaux du système aquifère.

Dans un récent travail sur l'organisation d'un Triclade marin, la *Gunda segmentata*, Lang a décrit avec détails l'appareil excréteur qui se compose : 1° de gros canaux s'ouvrant à l'extérieur par un grand nombre d'orifices situés du côté de la face dorsale du corps; ils sont presque toujours au nombre de deux pour chaque segment, l'un à droite, l'autre à gauche ; 2° de fins canalicules se divisant par voie dichotomique; 3° d'entonnoirs terminaux qui, contrairement à ce qui existe chez les Trématodes et les Cestodes, seraient entièrement clos. Lang a proposé une nouvelle classification des Turbellariés en :

1° Polyclades, 2° Triclades, et 3° Rhabdocœles.

Les canaux aquifères proprement dits manquent chez les premiers; mais ils existent au contraire dans les deux derniers ordres.

Appareil excréteur du genre Monocœlis.

La première condition pour réussir dans cette étude est de ne procéder à l'examen que d'individus nouvellement pris à la mer. Il m'est arrivé à Concarneau, et cela à différentes reprises, de ne plus rien retrouver des canaux excréteurs sur des animaux que j'avais capturés quelques heures auparavant, alors même qu'ils se trouvaient placés dans de grands aquariums avec de l'eau de mer fraîche.

Le système excréteur chez *Monocœlis fusca* et *M. latus* présente à considérer :

1° Un système de canaux principaux ;

2° De fins canalicules secondaires qui débouchent dans les premiers et forment un réseau répandu dans tout le corps;

3° Des entonnoirs vibratiles réunis par un canal au réseau des fins canalicules.

Canaux principaux. — Il existe deux paires de canaux principaux de chaque côté de la ligne médiane : deux internes et deux externes. Les deux canaux internes se réunissent en avant; il en est de même des externes. Les uns et les autres sont réunis en avant par plusieurs anastomoses de même grandeur. Ces canaux cheminent d'arrière en avant en ondulant. A la hauteur des deutoplasmigènes, il est impossible de les apercevoir encore dans leur ensemble; on retrouve cependant de distance en distance des fragments qui indiquent que la direction observée dans la partie antérieure s'est conservée.

Le diamètre des troncs principaux atteint à peine deux ou trois fois le diamètre des fins canaux secondaires; chez les autres Platodes, les gros troncs ont un diamètre relativement plus considérable.

Les parois de ces troncs principaux, quoique très-minces, sont très nettes; elles sont transparentes et hyalines. Je n'y ai pu découvrir, ni sur le vivant ni sur des animaux traités par des réactifs, aucune structure; elles paraissent anhystes, mais ponctuées latéralement. Par les réactifs chez le *Distoma squamula*, Fraipont est parvenu à mettre en évidence les noyaux des cellules épithéliales appartenant aux parois des troncs principaux.

De distance en distance on aperçoit une flamme vibratile dans les canaux principaux; ce n'est autre chose qu'un long cil conique effilé, reposant par sa base sur une petite masse de protoplasme granuleux. On ne peut étudier la structure de ce cil que lorsque l'animal est resté assez longtemps sous la lamelle, alors que les vibrations deviennent moins rapides.

Les canaux principaux charrient un liquide transparent contenant de petites granulations peu nombreuses.

Les troncs principaux possèdent des dilatations latérales rectangulaires contenant une flamme vibratile qui, elle aussi,

a une forme rectangulaire. La paroi de ces dilatations est en continuité avec celle des troncs principaux; elle présente en dehors des prolongements pareils à ceux des entonnoirs ciliés; nous y reviendrons en étudiant les entonnoirs terminaux.

Les gros canaux disparaissent souvent pendant quelque temps, puis reparaissent graduellement.

Canalicules secondaires. — Ces canalicules secondaires prennent leur origine dans les entonnoirs vibratiles; ils s'anastomosent entre eux de façon à former un réseau dans toute l'étendue du corps. Ces canalicules se contournent et forment en s'anastomosant un réseau dont les travées sont toujours courbes. Les canalicules secondaires possèdent aussi une paroi anhyste très ténue.

C'est dans la région antérieure à partir de l'otolithe que ces canaux se distinguent le mieux chez les deux espèces qui ont servi à nos études. Postérieurement on trouve aussi les mailles des fins canalicules; mais il est impossible de les étudier là dans toute leur étendue.

Dans chacune des mailles, on trouve trois, quatre, cinq, et même jusqu'à six prolongements de canalicules secondaires. Ces prolongements sont nettement rectilignes; ils sont aussi plus nets dans leurs contours, comme si le liquide qu'ils contiennent les distendait fortement.

Ce sont ces troncs rectilignes des canalicules secondaires que l'on voit toujours apparaître en premier lieu.

Dans ces prolongements rectilignes on ne trouve jamais de granulations. Les entonnoirs vibratiles les terminent.

Entonnoirs vibratiles. — Ces entonnoirs sont coniques et se présentent à la coupe optique sous une forme triangulaire; la paroi est parfaitement délimitée, transparente et hyaline; elle se continue avec la paroi des fins canalicules, dont elle paraît n'être autre chose que le prolongement considérablement épaissi. Elle présente latéralement et à la base de l'entonnoir plusieurs angles rentrants et saillants, d'où partent des prolongements qui semblent se perdre dans le tissu conjonctif du corps.

La longueur de la flamme vibratile atteint presque celle de l'entonnoir; en largeur elle occupe le tiers moyen du diamètre interne. Elle est effilée vers le sommet de l'entonnoir, renflée vers sa base; cependant chez le *Monocœlis fusca* elle est aussi parfois effilée à sa base. Elle offre ordinairement en vibrant trois ou quatre ondulations transversales.

Chez le *Monocœlis latus*, on trouve des dilatations rectangulaires en forme de cul-de-sac. Elles sont directement appliquées sur les troncs principaux. On y trouve une flamme vibratile qui, au lieu d'être conique comme dans les entonnoirs, est plutôt rectangulaire. La paroi de ces dilatations est en continuité avec celle des troncs principaux; aux angles saillants latéraux pareils à ceux des entonnoirs, on trouve des prolongements qui vont se perdre dans le parenchyme du corps.

La flamme vibratile des entonnoirs et des dilatations rectangulaires vibre avec rapidité, faisant mouvoir dans l'intérieur un nombre considérable de petits corpuscules réfringents.

Quand la flamme cesse de vibrer, alors que l'animal meurt plus ou moins écrasé sous la lamelle, elle a l'aspect d'une petite masse protoplasmique ovalaire.

Dans les fins canalicules de jeunes *Monocœlis fusca*, on trouve souvent des dilatations contenant aussi des flammes vibratiles; ordinairement ces dilatations sont placées très près l'une de l'autre, réunies deux à deux par un petit canal; on a alors l'image de deux entonnoirs vibratiles réunis par un petit canalicule.

Entre les prolongements des parois des entonnoirs, en dehors, on trouve presque toujours des lacunes assez volumineuses remplies de granulations pareilles à celles que l'on rencontre dans les entonnoirs ciliés; l'existence de pareilles lacunes a été observée par Fraipont chez les Trématodes et les Cestodes. Il a aussi constaté que la paroi latérale de l'entonnoir se trouve percée d'une fente ovale qui met en communication l'intérieur de l'entonnoir avec un système d'espaces lacunaires.

Je ne suis jamais arrivé, quoique j'aie mis beaucoup de soin à faire cette recherche, à me convaincre si cette communication existe ou n'existe pas chez les *Monocœlis*.

Sur des coupes de *Monocœlis* préparés par différentes méthodes, il ne m'a pas été possible jusqu'à ce jour de retrouver la moindre trace de canaux excréteurs.

Appareil excréteur chez le Polycœlis nigra (Planaire noire).

L'appareil excréteur chez ces Dendrocœles se compose.

1° De canaux principaux formant un réseau unique;

2° D'entonnoirs vibratiles;

3° De canaux fins réunissant les entonnoirs aux canaux.

Les canalicules secondaires ne paraissent pas exister.

Les canaux principaux s'anastomosent entre eux et forment un réseau à mailles ondulées répandu dans tout le corps. Ils arrivent en contact avec l'épithélium comme le montre la figure 8; il est donc probable qu'ils débouchent au dehors. Dans cette hypothèse il existerait des *foramina secundaria*, fait signalé par Fraipont chez plusieurs espèces de Cestodes. Ce fait est d'autant plus probable que Lang a constaté chez un Triclade marin (*Gunda segmentata*) que les gros canaux s'ouvraient à l'extérieur par un grand nombre d'orifices situés du côté de la face dorsale.

Les canaux principaux chez le *Polycœlis nigra* possèdent une paroi nette, très réfringente, finement ponctuée latéralement et paraissant, elle aussi, sans structure.

Dans toute l'étendue de ces canaux on aperçoit une ligne ondulatoire continue, animée d'un mouvement serpentiforme. Cette ligne vibrante est formée par une lame vibratile tapissant l'intérieur des canaux.

Les canaux sont placés dans le parenchyme du corps sur deux plans; l'un dorsal dans lequel les vibrations se font d'arrière en avant; l'autre ventral où les vibrations se font d'avant en arrière.

Des canaux principaux partent des prolongements à diamètre beaucoup plus étroit qui se terminent en un entonnoir vibratile. Ceux-ci sont coniques; leur paroi est le prolongement des canaux qui y aboutissent. La base de l'entonnoir est fermée par une

cellule dans laquelle on peut distinguer le noyau, même sur le vivant.

Le pigment noir qui est si répandu dans la planaire noire m'a empêché de constater si ces entonnoirs sont complètement fermés.

EXPLICATION DES FIGURES.

Figure 1. *Monocœlis latus.* (nov sp.)
— 2. Tronc principal et entonnoir qui y est directement appliqué (*M. latus*).
— 3. Système excréteur complet chez le *M. fusca.*
— 4. Entonnoir vibratile (*M. latus*).
— 5. » » (*M. fusca*).
— 6. » » (*M. fusca*).
— 7. Entonnoirs réunis à leur base par un canal.
— 8. Système excréteur du *Polycœlis nigra.*
— 9. Tronc avec lame vibratile.

3 2044 093 335 297

Date Due

~~MAR 3 1 1998~~	